

ZEITSCHRIFT FÜR INDUKTIVE ABSTAMMUNGS- UND VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN UND GELEITET

VON

**H. BAUER · E. HADORN · A. KÜHN · G. MELCHERS
F. OEHLKERS · K. PÄTAU · H. STUBBE**

84. BAND 1. HEFT

MIT 18 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 7. AUGUST 1951)



BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1951

Preis DM 15.80

CAL

301

Z. Ver-
erbungslehre

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“

erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos in einzeln berechneten Heften. Der Band umfaßt etwa 40—50 Druckbogen.

Manuskripte sind unter Berücksichtigung der besonderen Arbeitsrichtung an einen der nachstehenden Herausgeber zu senden:

Professor Dr. Hans Bauer, (23) Wilhelmshafen, Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Anton-Dorn-Weg,

Professor Dr. Ernst Hadorn, Zürich (Schweiz), Zoologisches Institut der Universität, Künstlergasse 16,

Professor Dr. Alfred Kühn, (14b) Hechingen, Max-Planck-Institut für Biologie, oder Tübingen, Zoologisches Institut, Hölderlinstraße 12,

Professor Dr. Georg Melchers, (14b) Tübingen, Max-Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 1,

Professor Dr. Friedrich Oehlkers, (17b) Freiburg i. Br., Botanisches Institut, Schänzlestraße 9—11,

Professor Dr. Klaus Patau, Department of Botany, Biology Building, University of Wisconsin, Madison 6 Wis. U.S.A.,

Professor Dr. Hans Stubbe, (19b) Gatersleben (Bezirk Dessau), Institut für Kulturpflanzenforschung.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig innerhalb dieses Zeitraumes zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Von jeder Arbeit werden 75 Sonderabdrucke unentgeltlich geliefert.

Dissertationen und Habilitationsschriften werden als solche nicht in die Zeitschrift aufgenommen. Ist eine in die Zeitschrift aufgenommene Arbeit als Dissertation oder Habilitationsschrift von einer Fakultät angenommen, darf dies durch eine Fußnote vermerkt werden. Mit allen für eine Dissertations- oder Habilitationsschrift notwendigen Sonderausstattungen (besonderer Titel, Lebenslauf usw.) befaßt sich der Verlag grundsätzlich nicht, er stellt jedoch den Doktoranden bzw. Dozenten den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertations- bzw. Habilitationsexemplare.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen.

Alle Korrekturen sind an

Professor Dr. Georg Melchers, (14b) Tübingen, Max-Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 1,

alle die Zeitschrift betreffenden geschäftlichen Mitteilungen an den Springer-Verlag, (17a) Heidelberg, Neuenheimer Landstraße 24, zu senden.

Die geschäftsführenden Herausgeber:

G. Melchers

H. Stubbe

Springer-Verlag.

Heidelberg

Berlin-Charlottenburg 2

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 41—45 Neal Street, London W. C. 2

Aus dem Forschungs-Institut für Rebenzüchtung, Abteilung für Genetik, Geilweilerhof.

ÜBER DIE BESTIMMUNG UND VERERBUNG DES GESCHLECHTS
EINIGER ONISCOIDEEN (CRUST., ISOP.).

I. Mitteilung.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE GESCHLECHTSBEEINFLUSSENDE WIRKUNG
VON FARBFAKTOREN BEI PORCELLIO UND TRACHEONISCUS*.

Von

GUSTAF DE LATTIN.

Mit 9 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. Juli 1950.)

Inhalt.	Seite
A. Einleitung	1
B. Material und Technik	3
C. Untersuchungen an <i>Porcellio scaber</i> LATR.	4
1. Das normale Geschlechtsverhältnis bei <i>Porcellio scaber</i> LATR.	4
a) Im Freiland	4
b) In Zuchten	6
2. Das <i>Marmoratus</i> -Gen	6
3. Das Geschlechtsverhältnis bei den <i>mama</i> - und den <i>MaMa</i> -Stämmen	8
4. Das Geschlechtsverhältnis bei den <i>Mama</i> -Tieren	10
5. Das Geschlechtsverhältnis verschiedener Populationen	11
D. Untersuchungen an <i>Tracheoniscus rathkii</i> BRA. und <i>Tracheoniscus bosporanus</i> VERH.	13
1. Das normale Geschlechtsverhältnis der <i>Tracheoniscus</i> -Arten	13
2. Das <i>Variatus</i> -Gen	14
3. Das Geschlechtsverhältnis der Farbrassen	17
4. Die Geschlechtsverhältnisse verschiedener Populationen	19
E. Diskussion	20
Zusammenfassung der Ergebnisse	35
Literatur	36

A. Einleitung.

Es dürfte kaum eine zweite Arthropodengruppe geben, deren Geschlechtsbestimmung und -differenzierung eine derartige Mannigfaltigkeit erkennen läßt, wie dies für die Isopoden bekanntgeworden ist. Obwohl alle Arten dieser Unterordnung rein äußerlich stets als ausgesprochene Gonochoristen in Erscheinung treten, haben sich trotzdem einige Angehörige parasitisch lebender, mariner Familien schon seit geraumer Zeit als echte Hermaphroditen zu erkennen gegeben. So ist, vor allem durch die schönen Untersuchungen von MAYER (1879) und MONTALENTI (1941) für die Cymothoiden festgestellt worden, daß es sich bei ihnen um alternierende protandrische Zwitter handelt, deren Gonade realiter eine Zwitterdrüse darstellt, wenn darin auch die Produktion von Eiern und Spermien auf gesonderte Abschnitte beschränkt ist. Prinzipiell ähnliche Verhältnisse liegen offenbar bei den Bopyriden vor, von denen CAULLERY und MESNIL (1900)

* Habilitationsschrift der Universität Mainz (I. Teil).

Hemioniscus balani und REVERBI und PITTOTI (1942) die Art *Ione thoracica* untersuchten, deren Geschlechtsbestimmung gleichfalls auf offenbar zwittriger Grundlage phänotypisch erfolgt. Die Entscheidung über das Geschlecht wird hier — offenbar ganz ähnlich wie in dem bekannten Fall der *Bonellia viridis* — durch die Bedingungen entschieden, die die reife Larve beim Befall ihres Wirtstieres vorfindet.

Bei den frei lebenden Asseln schienen die Dinge zunächst anders zu liegen, da bei ihnen bisher weder solche Geschlechtsumwandlungen noch eine nennenswerte Beeinflussung des Geschlechts durch Umweltfaktoren festgestellt werden konnte. Zwar konnte bereits 1928 JACKSON bei der tropischen Landassel *Rhyssocotus* Hermaphroditismus feststellen, doch galt dies zunächst als einmaliger Ausnahmefall. Diese Tiere sind gleichfalls alternierende protandrische Zwitter, die sich indessen insofern recht merkwürdig verhalten, als hier die Gonopoden des ♂ während der weiblichen Phase nicht rückgebildet werden, so daß alle Tiere anfänglich für ♂♂ gehalten wurden. Ferner ist hier eine interessante Beobachtung ARCANGELIS (1925) zu nennen, nach welcher die ♂♂ der sardischen Rasse von *Philoscia elongata* Zwitterformen darstellen, die späterhin eine Umwandlung zu reinen ♀♀ durchmachen, während daneben auch normale ♀♀ auftreten.

Dagegen vermittelten uns die über 2 Jahrzehnte sich erstreckenden, sehr umfassenden und gründlichen Untersuchungen VANDELS (1933—1947) Kenntnisse von andersgearteten Abwandlungen des Geschlechtsbestimmungsmodus dieser Organismen. Erste Untersuchungen, die an der Landassel *Trichoniscus elisabethae* durchgeführt wurden, bewiesen das Vorkommen von triploiden parthenogenetischen Rassen, bei denen ♂♂ nahezu vollständig fehlen.

Weiter konnte festgestellt werden, daß das Vorkommen eingeschlechtlicher Nachkommenschaften bei Asseln keineswegs auf die triploiden Rassen beschränkt ist, sondern daß auch unter den diploiden Monogenie, d. h. das Auftreten von ♀♀, die entweder rein männliche (arrhenogene) oder rein weibliche (thelygene) Nachkommenschaft ergeben, eine offenbar weit verbreitete Erscheinung darstellt. Eingehendere Untersuchungen an einem — jedenfalls für diese Gruppe — relativ sehr großen Zahlenmaterial führten zu dem Ergebnis, daß bei *Trichoniscus provisorius* amphogene, arrhenogene und thelygene ♀♀ nebeneinander vorkommen, und daß deren charakteristische Eigenschaften offensichtlich vererbt werden. Die 3 Gruppen erscheinen scharf gegeneinander abgegrenzt, und Zwischenformen lassen sich nur relativ selten nachweisen. Merkwürdigerweise wird dabei die Determination des Geschlechts in den Nachkommenschaften nur durch die Konstitution der Mutter beeinflußt, während die Abstammung des Vaters für das Geschlechtsverhältnis der Nachkommenschaft im allgemeinen ohne jeden Einfluß bleiben soll. VANDEL kommt nach Prüfung der verschiedensten Erklärungsmöglichkeiten zu der Überzeugung, daß ein solches Verhalten nur dann verstanden werden könne, wenn man voraussetzt, daß *Tr. provisorius* homogametische ♂♂ und heterogametische ♀♀ besitze, und daß das aberrante Geschlechtsverhältnis der monogenen ♀♀ durch gerichtete Reduktion zustande komme; wobei allerdings zunächst offen bleibt, welcher Art die Faktoren sind, die eine derart gelenkte Reduktion der Heterochromosomen bedingen. Unter Zuhilfenahme dieser Voraussetzungen lassen sich die Versuchsergebnisse tatsächlich formal erklären. Da jedoch — trotz aller Bemühungen — noch in keinem

einzigen Fall ein genetischer oder zytologischer Beleg für weibliche Heterogamietie oder auch nur für die Existenz von Heterochromosomen bei den Isopoden erbracht werden konnte, erscheint das Wesen der Geschlechtsbestimmung bei den diploid-monogenen Asseln immer noch recht problematisch und kann keineswegs als befriedigend geklärt gelten. Selbst VANDEL, der sich bisher zweifellos am intensivsten mit diesem Fragenkomplex befaßt hat, scheint, zumal in seinen letzten Arbeiten, eine gewisse Skepsis gegenüber dieser seiner Interpretation nicht unterdrücken zu können, da er mehrfach feststellt, die Geschlechtsbestimmung der Oniscoideen sei einstweilen noch nicht endgültig geklärt und einmal sogar mit einer kurzen Bemerkung die Möglichkeit einräumt, daß auch die getrennt-geschlechtlichen Landasseln phänotypisch geschlechtsbestimmt sein könnten.

B. Material und Technik.

Das Ausgangsmaterial für meine Zuchten wurde zum allergrößten Teil von mir selbst gesammelt.

Von *Porcellio scaber* wurde eine ganze Reihe deutscher Populationen in die Zuchtversuche einbezogen. Die Tiere wurden bei Braunschweig, Baden-Baden, Buckow, Dahlem, Müncheberg (Mark), Siebeldingen (Pfalz) und Würzburg, zumeist in großer Zahl gesammelt. Weitere *scaber*-Populationen wurden mir durch die freundliche Unterstützung von Herrn Dr. BREIDER (Neuenkirchen b. Rheine), Frau Dr. ERNST (Heidelberg, Oderbruch, Bodensee) und Herrn Dr. SCHWIER (Seesen) zugänglich gemacht, wofür ihnen auch an dieser Stelle herzlichst gedankt sei. Die Art befindet sich seit 1938 in Bearbeitung; infolge der Ereignisse der letzten Kriegsmonate und der damit verbundenen mehrfachen Verlagerungen meines Materials ist der größte Teil der Zuchten zugrunde gegangen. Unter Hinzuziehung von neuem Wildmaterial aus der Pfalz (*Porcellio* und *Tracheoniscus*) und aus Bebek (*Tr. bosporanus*) wurde jetzt eine Wiederherstellung der Stämme in Angriff genommen.

Das wesentlich kleinere Material, das ich von *Tracheoniscus rathkii* verarbeiten konnte, entstammt durchweg Eigenfängen bei Müncheberg (Mark), Würzburg, Düsseldorf und Siebeldingen (Pfalz). *Tracheoniscus bosporanus* sammelte ich im Herbst 1938 zusammen mit Herrn Prof. KOSWIG zahlreich im Belgrader Wald im Norden Istanbuls und bei Inkayaköy am Fuß des Ulu-dagh in Bithynien; für die Zuchtversuche stand mir jedoch leider nur ein sehr beschränktes Material zur Verfügung, da die Tiere den Transport sehr schlecht vertrugen und auch später nur schlecht gediehen.

Um die Umweltbedingungen möglichst einheitlich zu gestalten und um außerdem ein Einschleppen von Krankheiten nach Möglichkeit auszuschließen, erfolgte die Haltung in einem Erdgemisch, das aus 2 Teilen sterilen, geglähten Sandes und einem Teil Torfmoos bestand. Dieses Gemisch wird kräftig angefeuchtet und später in den Zuchtschalen stets mäßig feucht gehalten. Als Futter wurden frische Möhren- und Kartoffelstückchen, sowie frische grüne Pflanzenteile (*Alsine* usw.), daneben zum Teil morsches Holz, frische Daphnien und Nährhefe gereicht. Bei der Durchführung der Kreuzungen können mehrere ♀♀ mit einem ♂ angepaart werden; die umgekehrte Kombination ist dagegen in der Regel nicht durchführbar, weil das von der ersten Begattung herrührende Sperma im ♀ sehr lange befruchtungsfähig bleibt und zumindestens für die im Verlauf eines Jahres erfolgten Würfe ausreicht. In den wenigen Fällen, in denen es sich als notwendig erwies, ein ♀ mit einem zweiten ♂ anzupaairen, wurde das ♀ daher erst nach der Überwinterung wieder verwendet, und auch dann wurde zuvor geprüft, ob es nicht etwa durch noch vorhandenes Sperma noch zur Brutsackbildung kommen könne.

Die Auszählung des Geschlechtsverhältnisses kann im allgemeinen schon auf ziemlich frühen Stadien erfolgen und bereitet normalerweise keine Schwierigkeiten. Die Unterscheidung der Geschlechter erfolgt nach der Ausbildung des Endopoditen der ersten beiden Pleopodenpaare, die bei den ♂♂ zu charakteristischen Gonopoden umgebildet sind (Abb. 1).

C. Untersuchungen an *Porcellio scaber* Latr.

Die Untersuchungen an dieser Assel beziehen sich auf eine Art, der ausgesprochene Monogenie durchaus fehlt; es treten also bei ihr niemals ♀♀ auf, die eine rein eingeschlechtliche Nachkommenschaft ergeben. Dieser Befund konnte an insgesamt 2937 ♀♀ von 12 verschiedenen Herkunft, unter denen kein einziger Fall von wirklicher Monogenie nachgewiesen wurde, gewonnen werden¹. Trotzdem erweist sich die Art als im hohen Maße geeignet für Untersuchungen, die die Klärung des Geschlechtsbestimmungsmodus der Landisopoden zum Ziel haben. Es findet sich nämlich bei ihr ein Faktorenpaar, das primär zwar nur einen Einfluß auf die Pigmentierung der Körperoberseite hat, dem aber sekundär ein sehr wesentlicher Einfluß auf die Realisation des Geschlechtsverhältnisses zugesprochen werden muß. Erste Ergebnisse über dieses eigenartige Verhalten



Abb. 1 a u. b. Unterseite des Pleons eines ♂ (a) und eines ♀ (b) einer Landassel (*Oniscus*).

eines Farbgen wurden bereits andernorts (DE LATTIN 1939 und 1949) publiziert: hierzu ist zu bemerken, daß meine 1939 ausgesprochene Ansicht, die abweichenden Farbverhältnisse gründeten sich vermutlich auf unterschiedliche Letalität der einzelnen Farbassen auf Grund des jetzt vorliegenden, wesentlich reicheren Materials revidiert werden muß. Wie im folgenden dargetan werden soll, kann jetzt vielmehr mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit das Farbgen selbst für die aberranten Geschlechterzahlen in den *Porcellio*-Nachkommenschaften verantwortlich gemacht werden.

1. Das normale Geschlechtsverhältnis.

Das Geschlechtsverhältnis des *Porcellio scaber* wurde an einem sehr großen Material untersucht. Prüft man es, ohne die Gesamtpopulation in bestimmte Gruppen aufzuteilen, so scheint sich zunächst nichts Auffallendes zu ergeben, wie man aus dem folgenden ersieht.

a) In Freilandpopulationen.

In wilden Populationen, von denen insgesamt 9 untersucht wurden, entspricht das Geschlechtsverhältnis — wie aus Tabelle 1 ersichtlich ist — im allgemeinen

¹ Vereinzelt eingeschlechtliche Nachkommenschaften liegen allerdings vor; da es sich dabei aber stets um relativ kleine Zuchten handelte, sind sie vorerst nicht beweisend; größere unisexuelle Nachkommenschaften wurden dagegen niemals gefunden. Sollte deren Vorkommen noch nachgewiesen werden, so dürfte es sich jedoch nur um besonders extreme Realisatorkombinationen, nicht aber um „echte“ Monogenie, wie sie bei *Cylisticus* u. a. vorliegt, handeln.

einem 1:1-Verhältnis. Die genauen Zahlenwerte ergeben zwar nicht selten Abweichungen, die indessen zumeist nicht so groß sind, als daß man daraus ohne zwingenden Grund ein tatsächlich abweichendes Verhalten folgern dürfte. Im allgemeinen findet man in den Wildpopulationen ein leichtes Überwiegen der ♀♀ um etwa 4—15%; daneben kann aber gelegentlich auch, wie etwa im Falle der Population „Buckow“, das Gegenteil eintreten, indem die ♂♂ hier um 7% überwiegen. Schließlich wird auch gar nicht so selten ein fast ideales 1:1-Geschlechtsverhältnis realisiert, wofür die Populationen „Geilweilerhof“ und besonders „Würzburg“ gute Beispiele abgeben. Die abweichenden Zahlenwerte stellen — selbst wenn man in Betracht zieht, daß ein großes Material untersucht wurde,

Tabelle 1. Verteilung der Farbtypen und des Geschlechts in den wilden Populationen von *Porcellio scaber*.

Lfd. Nr.	Populationen	Ma-Tiere				mama-Tiere				Gesamt-Geschlechtsverhältnis ♀♀ : ♂♂
		insgesamt	Anzahl ♀♀	Anzahl ♂♂	♂-Rate %	insgesamt	Anzahl ♀♀	Anzahl ♂♂	♂-Rate %	
1	Müncheberg (Mark) . . .	769	712	57	7,41	757	441	316	41,74	1153: 373
2	Prittisch bei Meseritz . .	133	121	12	9,02	99	23	76	76,76	144: 88
3	Buckow (Mark)	145	125	20	13,79	507	158	349	68,83	283: 369
4	Oderbruch . .	190	139	51	26,84	80	7	73	91,25	146: 124
5	Wolfenbüttel .	416	385	31	7,45	603	197	406	67,33	582: 437
6	Seesen (Harz) .	151	112	39	25,82	102	27	75	73,52	139: 114
7	Würzburg . .	1373	1047	326	23,75	1197	246	951	79,44	1293: 1277
8	Geilweilerhof (Pfalz) . . .	576	439	137	23,78	743	228	515	69,31	667: 652

und die relativ geringfügigen Unterschiede daher ziemlich gesichert sind — jedoch nichts Außergewöhnliches dar, sondern treten, wenn man wilde Populationen auf ihr Geschlechtsverhältnis hin untersucht, auch bei vielen anderen Arten relativ häufig auf. Keinesfalls sind sie, für sich genommen, ein Beweis gegen das Vorhandensein einer auf einem normalen XY- bzw. XO-Mechanismus beruhenden Geschlechtsbestimmung. Ihr Zustandekommen könnte seine plausibelste Erklärung vielmehr in einer etwas unterschiedlichen Vitalität beider Geschlechter finden. Es lag daher nahe, eine solche Voraussetzung auch bei den Asseln, und speziell bei *Porcellio scaber*, zu machen, und dies um so mehr, als bereits ARCANGELI und VANDEL seit langem auf Grund andersartiger Ergebnisse einen Heterochromosomenmechanismus, und zwar mit weiblicher Heterogametrie, für die Oniscoideen postuliert hatten.

Zu einer gewissen Vorsicht mußten allerdings die Ergebnisse mahnen, die bei der Population Müncheberg erzielt wurden. Diese zeigt nämlich ein außerordentlich starkes Überwiegen der ♀♀, die an dieser Fundstelle nahezu 75% aller Individuen ausmachen. Hier ist also eine sehr bedeutende Steigerung der sonst in weit schwächeren Ausmaßen feststellbaren Tendenz zum Überwiegen der ♀♀ eingetreten, die schon nicht mehr ohne weiteres mit der selektiven Sterblichkeit eines Geschlechts erklärt werden kann, es sei denn, eine solche Sterblichkeit ließe sich auch im Zuchtversuch reproduzieren. Das abweichende Verhalten dieser Populationen ist denn auch durch andere Faktoren bedingt, auf die in einem späteren Abschnitt zurückzukommen sein wird.

b) In den Zuchten.

Unsortierte Zuchten verschiedenster Herkunft zeigen prinzipiell die gleichen Verhältnisse, wie sie in den wilden Populationen vorliegen. Auch hier findet man ein zwar im allgemeinen nicht ideales, aber doch angenähertes 1:1-Geschlechtsverhältnis realisiert. Der ♂-Index (vgl. VANDEL 1941, „indice andrique“) liegt innerhalb dieser nicht nach Herkunftten oder bestimmten Erbfaktoren geordneten Zuchten zumeist ungefähr bei 45 %, wie sich aus Tabelle 2 ergibt.

Tabelle 2. Geschlechtsverhältnisse unsortierter *Porcellio scaber*-Zuchten.

Jahrgang	Anzahl ♀♀	Anzahl ♂♂	♂-Rate %
1938	469	392	45,52
1939	2831	1987	41,24
1940	1463	1042	41,59
Summe	4763	3421	

coideen-♀♀ beweisen ließe, fanden sich bei *Porcellio scaber* mit bemerkenswerter Häufigkeit Individuen mit stark abweichend gefärbter Oberseite. Es handelt sich dabei um eine Farbvariante, die sich als erblich bedingt herausstellte (DE LATTIN 1939).

Diese abweichend gefärbten Tiere sind, jedenfalls in typischer Ausprägung, habituell stark von der Normalform verschieden. Die Oberseite normaler Tiere ist nämlich im erwachsenen Zustand einheitlich dunkel schieferschwärzlich gefärbt (Abb. 2). Ein helleres Muster ist bei diesen Tieren niemals ausgebildet. Jüngere Tiere lassen allerdings ein deutliches lichtes Zeichnungsmuster erkennen und wirken daher auf den ersten Blick auch wesentlich heller. Dieses Jugendmuster zeigt aber eine deutliche Symmetrie und besteht aus einem mehr oder weniger regelmäßigen Muster pigmentloser



Abb. 2 a u. b. *Porcellio scaber* LATR. (mama).
a Ein adultes ♂; b ein juveniles ♀ mit lichter Jugendzeichnung.

Flecken auf dunklem Grunde, die ihre Ursache darin haben, daß die die Hypodermis durchsetzenden Muskelansatzstellen auch dann noch von der allmählich fortschreitenden dunklen Pigmentierung ausgeschlossen bleiben, wenn die ganze übrige Hypodermis schon dunkel getönt ist. So wird ein Stadium erreicht, das bei vielen anderen Oniscoideen die Endstufe der Pigmentierung darstellt (vgl. VANDEL 1938). Bei *Porcellio scaber* dagegen wird die Pigmentbildung noch weiter gesteigert, so daß sie im Endstadium auch alle Muskelansatzstellen durchsetzt und so die im adulten Zustand einheitlich dunkle Färbung dieser Art bedingt.

Die Farbmutante, die in der Literatur als f. *marmoratus* bekannt ist, zeichnet sich demgegenüber durch eine mehr oder weniger intensive lichte Scheckung der ganzen Oberseite aus. Die Anordnung der Einzelelemente dieses Fleckenmusters ist dabei absolut regellos und asymmetrisch und steht in keinerlei Beziehung zu den Zeichnungselementen des Jugendmusters. Dagegen ist es einer recht großen Variabilität unterworfen, die in erster Linie die Intensität der

2. Das *Marmoratus*-Gen.

Bei der Suche nach Erbfaktoren, mit deren Hilfe sich möglicherweise die von VANDEL (1938) geforderte Heterogametie der Onis-

Scheckung betrifft. Diese ist, von seltenen Ausnahmen abgesehen, über den ganzen Körper ziemlich gleichmäßig verteilt, zeigt aber bei den einzelnen Tieren relativ starke Unterschiede in ihrer Ausdehnung. Bei den hellsten Tieren kann die Marmorierung so an Raum zunehmen, daß deren Einzelemente miteinander verfließen und so zur Grundfarbe werden, auf welcher dann größere oder kleinere dunkle Flecken, die Reste der ursprünglichen Grundfarbe, in unregelmäßiger Verteilung stehen; solche auffallend lichte Formen sind allerdings an den meisten Fundstellen recht selten. Umgekehrt finden sich unter den *Marmoratus*-Tieren, und dies sogar recht häufig, auch sehr dunkle Exemplare, die auf den ersten Blick unter Umständen kaum von normalen Individuen zu unterscheiden sind und ihre wahre Gruppenzugehörigkeit erst bei eingehender Prüfung enthüllen. Auch den allerdunkelsten Extremformen fehlt aber die charakteristische unregelmäßige Marmorierung niemals gänzlich, und bei näherem Zusehen lassen sich auch bei ihnen immer noch kleine asymmetrische Pünktchen nachweisen, die dann auf dem Zentrum des Pleons und an den Epimeren des Pereions noch am besten erkannt werden können. Im allgemeinen halten die Vertreter der *Marmoratus*-Sippe aber die Mitte zwischen diesen beiden Extremen und zeigen dann auf normalfarbigem dunklem Grund eine deutliche, homogene, in ihren Einzelementen nicht verfließende lichte Scheckung (Abb. 3). Die Farbe dieser lichten Areale ist zumeist ein helles Ockergelb, das gelegentlich einen olivgrünlichen Ton besitzen kann. Neben dieser normalerweise auftretenden Form finden sich aber ganz vereinzelt auch Tiere, bei denen der lichte Untergrund leuchtend ziegelrot gefärbt ist.

Den Erbgang der *Marmoratus*-Form habe ich bereits in einer früheren Arbeit (DE LATTIN 1939) geklärt. Das seither angefallene reichhaltige Zahlenmaterial, das in Tabelle 3 kurz zusammengestellt ist, bestätigt den seinerzeitigen Befund des dominant-autosomalen Erbgangs des *Marmoratus*-Allels vollauf. Die

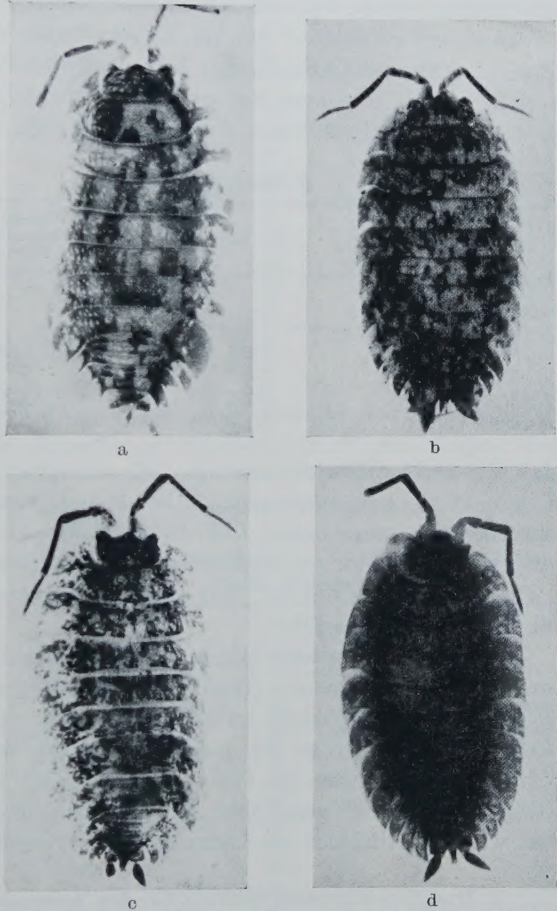


Abb. 3 a—d. *Porcellio scaber* LATR. Verschiedene Helligkeitsstufen der *Marmoratus*-Form. Das ♀ (a) hat ziegelrote, die anderen 3 ockerige Scheckung.

Penetranz dieses mit dem Symbol *Ma* bezeichneten Faktors — das normale, rezessive Allel für einheitlich dunkle Färbung wird mit *ma* bezeichnet — beträgt allem Anschein nach 100%. Dagegen ist die Expressivität des Merkmals starken Schwankungen unterworfen, wie dies schon in meiner soeben gegebenen Schilderung der marmorierten Tiere zum Ausdruck kommt; soweit ich die Dinge bisher überprüfen konnte, ließ sich keine nennenswerte Abhängigkeit von Außenfaktoren nachweisen; wenigstens konnte bisher durch Variieren der Temperatur- und Bodenfeuchtigkeitsbedingungen keine faßbare Beeinflussung der Marmorierung erzielt werden. Dagegen hat es den Anschein, als ob ein polyfaktorielles Gen-system einen maßgeblichen Einfluß auf die sehr variable Merkmalsmanifestation

Tabelle 3. *Erbgang des Ma-Allels.*

Kreuzungsgruppen	<i>Ma</i> -Tiere	<i>mama</i> -Tiere	Anzahl der geprüften Zuchten
<i>mama</i> × <i>mama</i>	—	898	35
<i>MaMa</i> × <i>MaMa</i> (bzw. <i>Mama</i>)	1321	—	54
<i>MaMa</i> × <i>mama</i>	3437	—	193
<i>MaMa</i> × <i>Mama</i>	3583	1238	240
<i>Mama</i> × <i>mama</i>	2059	1993	223

ausübt, da diese bis zu einem gewissen Grade von der Auswahl der Eltern abhängig erscheint. Einzelne Modifikationsfaktoren haben sich allerdings im Kreuzungsexperiment bisher nicht analysieren lassen, so daß man annehmen darf,

daß dieses Modifikatorensystem sich aus einer größeren Anzahl sog. „Kleinmutationen“ zusammensetzt. Die bisher vorliegenden Kreuzungsergebnisse sprechen allerdings dafür, daß die überwiegende Anzahl der dominanten Allele dieses Systems eine verdunkelnde Tendenz besitzt. Die von mir 1938 erwähnte „*Pseudomarmoratus*-Form“ hat sich als Ergebnis solcher verdüsternden Modifikatoren herausgestellt.

Die Existenz weiterer Allele ist damit allerdings noch keineswegs widerlegt, und Ergebnisse VANDELS (1945) sprechen sogar sehr dafür. Dieser konnte nämlich bei südfranzösischen *scaber*-Populationen der Atlantikküste ein Gen (*Maritima*) analysieren, das den gleichen Erbgang wie *Ma* besitzt und sich wie ein extrem übersteigertes *Ma*-Gen auswirkt, jedoch in anderer Hinsicht sehr wesentliche Unterschiede gegenüber *Ma* aufweist, und das daher möglicherweise als ein weiteres Allel des *ma*-Locus aufgefaßt werden kann¹.

3. Das Geschlechtsverhältnis bei den *mama*- und den *MaMa*-Stämmen.

Während also das Geschlechtsverhältnis gemischter Populationen und Zuchten im allgemeinen einem ungefähren 1:1-Verhältnis entspricht, ergeben sich völlig andere Verhältnisse, wenn man *mama*- und *MaMa*-Reinzuchten auf ihren ♂-Index untersucht. Normale *mama*-Zuchten zeigen nämlich fast durchweg sehr wesentlich erhöhte ♂-Prozente, deren Durchschnittswert ungefähr bei 65—75% liegt

¹ VANDEL (1945) bezeichnet diesen von ihm genetisch analysierten Faktor mit dem Symbol *M*; da ich die gleiche Bezeichnung bereits 1938 für den *Marmoratus*-Faktor verwendete, ist diese Bezeichnung irreführend und ich schlage daher für den *Maritima*-Faktor die Abkürzung *Mt.* vor. Um Verwechslungen mit dem herkömmlichen Symbol *M* für den oder die Realisatoren des männlichen Geschlechts zu vermeiden — eine Möglichkeit, die im Verlaufe dieser Ausführungen immerhin gegeben sein könnte — erscheint es ferner zweckmäßig, für das *Marmoratus*-Allel bzw. dessen normales rezessive Wildallel die Symbole *Ma* bzw. *ma* zu verwenden.

(Tabelle 4). Allerdings besitzen die verschiedenen Stämme in dieser Hinsicht eine bedeutende Variabilität, deren äußerstes Extrem 91% ♂♂ (Stamm Mb/0) erreichen kann. Weibchenreiche *mama*-Stämme scheinen dagegen sehr selten zu sein. In meinen Versuchen fand sich nur ein einziger, dessen ♂-Index sogar unter 50% sinkt; es ist dies der Stamm Mb/1, dessen ♂-Index in der *mama*-Gruppe lediglich 43,5% beträgt. Von dieser Ausnahme abgesehen liegen jedoch die ♂-Raten aller anderen Herkünfte sehr deutlich über der 50%-Grenze.

Die *MaMa*-Zuchten verhalten sich genau umgekehrt. Für sie sind ausnahmslos sehr kleine ♂-Indices charakteristisch, die in keinem einzigen Falle die mittlere Grenze von 50% auch nur annähernd erreichen. Nur die ♂-reichsten Stämme der *MaMa*-Gruppe überschreiten eine ♂-Häufigkeit von 25%, und auch dies nur in ziemlich geringem Grade (Tabelle 5), während andererseits so ausgesprochen ♂-arme Typen wie Stamm Mb/1 nur noch zu etwa 8% *MaMa*-♂ ausbilden.

Es muß also festgestellt werden, daß zwischen *mama*- und *MaMa*-Reinzuchten aller geprüften Stämme ein sehr auffallender Unterschied im Geschlechtsverhältnis besteht, derart, daß bei ihnen ein 1:1-Geschlechtsverhältnis in fast keinem einzigen Fall auch nur annähernd realisiert wird. Beide Gruppen zeigen vielmehr stets ein deutliches Überwiegen des einen Geschlechts; sie verhalten sich aber insofern ausgesprochen gegensätzlich, als bei der normalen *mama*-Form das männliche, bei der *MaMa*-Mutante dagegen in noch weit ausgeprägterem Maße das weibliche Geschlecht überwiegt.

Es muß in diesem Zusammenhang noch kurz zu einer Bemerkung Stellung genommen werden, die ich 1938 publizierte und in der ich angab, das Geschlechtsverhältnis normaler, wildfarbiger *P. scaber* sei stets 1:1. Diese Angabe ist, wie sich aus den soeben zitierten Resultaten ergibt, unzutreffend und bedarf der Berichtigung. Dieser Mitteilung lag allerdings ein Zahlenmaterial zugrunde, das dieses 1:1-Verhältnis ziemlich genau realisierte, und das daher seinerzeit auch gar nicht anders gedeutet werden konnte. Der Widerspruch findet folgende Erklärung: Meine 1939 verarbeiteten Zuchten leiteten sich ganz überwiegend von dem abnorm ♀-reichen Stamm Mb/1 her, bei welchem selbst in der *mama*-Klasse die ♀♀ in

Tabelle 4.
Verteilung der Geschlechter bei *mama*-Reinkulturen.

Lfd. Nr.	Zucht-Nr.	Anzahl der Tiere	Anzahl		♂-Rate %
			♀♀	♂♂	
1	16	23	11	12	52,17
2	S 102	37	10	27	72,97
3	S 107	21	9	12	57,14
4	S 119	40	11	29	72,50
5	S 143	33	12	21	63,63
6	S 236	32	6	26	81,28
7	S 257	29	11	18	62,06
8	S 263	43	9	34	79,06
9	S 270	23	7	16	69,56
10	S 524	27	6	21	77,77
Summe	—	308	92	216	M = 68,81 ± 8,8

Tabelle 5. Verteilung der Geschlechter in einigen
MaMa-Reinzuchten.

Lfd. Nr.	Zucht-Nr.	Anzahl der Tiere	Anzahl		♂-Rate %
			♀♀	♂♂	
1	S 142	36	15	21	58,33
2	S 147	24	19	5	20,83
3	S 169	34	27	7	20,58
4	S 191	25	19	6	24,00
5	S 217	43	31	12	27,90
6	S 255	24	11	13	54,16
7	S 314	31	23	8	25,80
8	S 335	37	26	11	29,45
9	S 380	33	23	10	33,33
10	S 484	30	22	8	26,66
Summe	—	317	216	101	M = 32,10 ± 12,0

der Mehrzahl sind. Dazu kamen, jedenfalls was *mama*-Reinzuchten anbetrifft, nur relativ wenige Nachkommenschaften aus anderen Stämmen, insbesondere noch aus dem zumindest auch nicht sehr ♂-reichen Stamm Wb. Da mir nun seinerzeit die große Verschiedenheit der durchschnittlichen ♂-Rate in den einzelnen Stämmen noch unbekannt war und — da ich natürlich zunächst vom Vorhandensein eines Heterochromosomenmechanismus ausging — auch a priori nicht vorausgesetzt werden konnte, so glaubte ich mich berechtigt, die Nachkommenschaft der verschiedenen Stämme zusammenzufassen. Die große Zahl der Zuchten mit leichtem Überwiegen der ♀♀ und die geringere mit dafür stärkerem Überwiegen der ♂♂

Tabelle 6. Verteilung der Geschlechter bei *Mama*-
Individuen aus Ma × mama-Kreuzungen.

Lfd. Nr.	Zucht-Nr.	Anzahl der Tiere	Anzahl		♂-Rate %
			♀♀	♂♂	
1	12	13	6	7	53,84
2	S 103	31	21	10	32,25
3	S 128	17	13	4	23,52
4	S 219	24	16	8	33,33
5	S 227	29	18	11	37,93
6	S 228	24	19	5	20,83
7	S 285	16	14	2	12,50
8	S 299	23	18	5	21,73
9	S 439	24	17	7	29,15
10	S 447	26	21	5	19,23
Summe	—	227	163	64	M = 28,43 ± 10,6

Tabelle 7. Verteilung der Geschlechter bei *Mama*-
Individuen aus mama × Ma-Kreuzungen.

Lfd. Nr.	Zucht-Nr.	Anzahl der Tiere	Anzahl		♂-Rate %
			♀♀	♂♂	
1	S 127	22	18	4	18,18
2	S 188	43	39	4	9,30
3	S 209	24	17	7	29,16
4	S 210	13	11	2	15,38
5	S 218	21	13	8	38,09
6	S 280	28	19	9	32,14
7	S 284	20	12	8	40,00
8	S 287	16	12	4	25,00
9	S 306	23	17	6	26,08
10	S 307	29	22	7	24,13
Summe	—	239	180	59	M = 25,75 ± 8,7

Unterschiede im Geschlechtsverhältnis aufweisen, mußte eine Prüfung von F₁-Tieren der Konstitution *Mama* besonderem Interesse begegnen. Grundsätzlich waren in diesen F₁-Nachkommenschaften drei verschiedene Möglichkeiten gegeben: einmal konnte nämlich der *Ma*-Faktor sich im heterozygoten Zustand auch bezüglich seiner geschlechtsbeeinflussenden Wirkung — analog zu seinem Einfluß auf die Pigmentbildung — genau so verhalten wie im homozygoten; ferner konnte seine geschlechtsbeeinflussende Wirksamkeit durch das Vorhandensein eines *ma*-Allels abgeschwächt werden, und schließlich bestand auch die Möglichkeit, daß sie durch dessen Anwesenheit sogar überhaupt unwirksam gemacht würde, daß also zwischen dem Allelenpaar *Ma* und *ma* um-

ergab nun zusammengefaßt, durch das bloße Spiel des Zufalls, ein ziemlich genaues 1:1-Geschlechtsverhältnis, das die wahren Gegebenheiten völlig verschleierte.

Diese an Reinzuchten erzielten Ergebnisse konnten an Freilandmaterial vollauf bestätigt werden. Auch hier zeigt eine Aufteilung der Population in *mama*- und *Ma*-Tieren immer wieder das gleiche merkwürdige Überwiegen der ♂♂ in der *mama*- und der ♀♀ in der *Ma*-Gruppe (Tabelle 1). Allerdings muß hier berücksichtigt werden, daß unter den *Marmoratus*-Tieren keine Unterscheidung in Homo- und Heterozygote vorgenommen werden konnte, weil die beiden Gruppen sich bei der vollständigen Dominanz des *Ma*-Faktors nicht unterscheiden lassen.

4. Das Geschlechtsverhältnis bei den *Mama*-Tieren.

Nachdem mit Sicherheit feststand, daß reine *mama*- und *MaMa*-Zuchten der verschiedenen *scaber*-Stämme starke

gekehrte Dominanzverhältnisse betreffs Pigmentverteilung und Geschlechtsbeeinflussung bestünden. Das Ergebnis der zahlreichen Kreuzungen (Tabelle 6 und 7) spricht eindeutig für die erstgenannte Möglichkeit. Alle *Mama*-Zuchten weichen also weder in ihrer Pigmentierung noch in ihrem Geschlechtsverhältnis von reinen *MaMa*-Parallelzuchten des entsprechenden *scaber*-Stammes ab. Das Dominanzverhältnis der Allele *Ma* und *ma* ist also hinsichtlich der Beeinflussung beider Merkmalskomplexe durchaus homolog.

5. Die Geschlechtsverhältnisse verschiedener Populationen.

Wie schon in den vorhergehenden Abschnitten mehrfach angedeutet, bestehen zwischen den durch den ♂-Index ausgedrückten Geschlechtsverhältnissen der verschiedenen Populationen — und dementsprechend natürlich auch zwischen denjenigen rein gezüchteter Stämme — mehr oder minder intensiv ausgeprägte Unterschiede. Diese stehen in keinem unmittelbaren Zusammenhang mit der geschlechtsbeeinflussenden Wirkung des *Ma*-Allels, sondern müssen auf andere Ursachen zurückgeführt werden. Diese Folgerung ergibt sich mit aller Deutlichkeit daraus, daß die oft sehr beträchtlichen und charakteristischen Unterschiede auch dann — oft sogar noch in verstärktem Maße — gewahrt bleiben, wenn man den Effekt des *Ma*-Allels in der Weise ausschaltet, daß man die Farbtypen trennt und die Populationen gesondert nach *mama*- und *Ma*-Typen miteinander vergleicht.

Ein solcher Vergleich einiger verschiedener Herkünfte miteinander ist in Abb. 4 in kurvenmäßiger Darstellung versucht worden. Dabei wurden jeweils auf der Abszisse die einzelnen Herkünfte, auf der Ordinate deren ♂-Indices aufgetragen. Diese ♂-Indices wurden einmal für die Gesamtpopulation, außerdem aber auch gesondert nach Farbklassen errechnet, so daß sich 3 verschiedene Kurven ergaben, durch die das jeweilige Geschlechtsverhältnis einer bestimmten Herkunft sowohl in ihrer Gesamtheit wie in der *mama*- und *Ma*-Gruppe veranschaulicht wird.

Es zeigt sich einmal, daß der ♂-Index starken Schwankungen unterworfen ist, die für die einzelnen Populationen charakteristisch sind, und zum anderen, daß eine ausgesprochene Parallelität zwischen dem Verlauf aller 3 Kurven besteht.

Die Schwankungen des Kurvenverlaufs sind dabei in der Gesamtkurve nicht ganz so intensiv ausgeprägt, wie dies in denjenigen der beiden isolierten Farbgruppen der Fall ist. Außerdem zeigt die Gesamtkurve unter allen dreien noch die weitestgehende Angleichung an eine dem ♂-Index von 50% entsprechende Linie, die dem idealen 1:1-Geschlechtsverhältnis entspricht. Diese Angleichung ist allerdings alles andere als eng und darf keinesfalls so verstanden werden, daß in der Gesamtheit aller Populationen nun ein wirkliches 1:1-Geschlechtsverhältnis realisiert sei. Im übrigen liegen die ♂-Indices dieser Gesamtkurve durchweg etwas (zwischen 4 und 24%) unter der 50%-Linie, so daß also das Gros der Populationen mehr oder weniger überwiegende ♀-Prozente aufweist; ein Verhältnis, das zweifellos, wenn es nicht zu intensiv ausgeprägt wird, für die Erhaltung der Art wertvoller ist, als ein ausgesprochenes 1:1-Verhältnis. Die einzige Ausnahme von dieser Regel wird durch die Population „Buckow“ realisiert, deren Gesamt-♂-Index 56,5% beträgt.

Nun ist dieser Gesamt- σ -Index allerdings seinem Wesen nach kein einheitlicher Wert und daher zur Beurteilung der tatsächlichen Verhältnisse auch nicht sonderlich gut geeignet. Er wird nämlich durch mindestens 2 durchaus heterogene Faktoren beeinflusst: durch die für jede Population charakteristische, auch in den reinen Farbrassen zutage tretende σ -Häufigkeit (die ich im folgenden als „ σ -Wert“ bezeichne, und zu dessen Definition ich den σ -Index der jeweiligen *mama*-Rasse einer Population wähle) und durch die relative Häufigkeit des *Ma*-Allels in der betreffenden Population. Die Kurve der Gesamt- σ -Indices kann

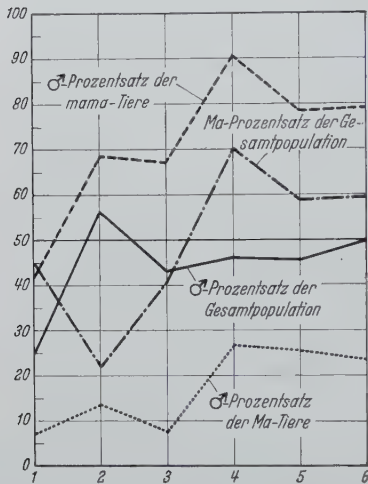


Abb. 4. Kurvenmäßige Darstellung der σ -Rate aus der Konzentration d des *Ma*-Allels in verschiedenen Populationen von *Porcellio scaber*. 1 Müncheberg (Mark); 2 Buckow (Mark); 3 Wolfenbüttel; 4 Oderbruch; 5 Seesen; 6 Würzburg.

daher nur im Zusammenhang mit denjenigen der beiden isolierten Farbrassen sowie mit einer solchen, die die relative Häufigkeit des *Ma*-Allels zum Ausdruck bringt, voll verstanden werden.

Die Kurven der beiden Farbrassen lassen, wie schon gesagt, eine sehr deutliche Parallelität zur Gesamtkurve und vor allem zueinander erkennen. Die Parallelität beider Farbrassenkurven ist so stark, daß man durch sie nur in der Ansicht bestätigt werden kann, daß die σ -Werte beider Farbtypen einer bestimmten Population — wie das ja auch zu erwarten stand — durchaus gleich sind, und daß der unterschiedliche Verlauf beider Kurven nur dadurch bewirkt wird, daß durch die Anwesenheit des *Ma*-Allels der σ -Index in der einen Gruppe um einen bestimmten Prozentsatz gesenkt wird. Dieser Prozentsatz bewegt sich in den einzelnen Populationen ungefähr in der gleichen Größenordnung und liegt bei

dem untersuchten Material ungefähr bei 48–61%. Nur eine einzige Ausnahme fand sich unter den geprüften Herkünften; die Population „Müncheberg“, die durch den erstaunlich tiefen σ -Wert von nur 41,8% auffällt, und die damit die einzige Population darstellt, bei welcher auch in der *mama*-Gruppe die $\sigma\sigma$ die $\sigma\sigma$ überwiegen. Auffallenderweise folgt nun gerade hier die *Ma*-Kurve diesem steilen Abfall der *mama*-Kurve nicht, sondern zeigt an dieser Stelle nur ein leichtes Absinken, das ungefähr dem Wert der Population „Wolfenbüttel“ entspricht, mit der zusammen sie allerdings die niedersten σ -Prozente, die in diesem Material realisiert sind, erreicht. Dem Verhalten der übrigen Populationen nach, die in der *Ma*-Gruppe durchweg ein etwa 50%iges Absinken der σ -Prozente gegenüber den *mama*-Linien erkennen lassen, hätte man in der Population „Müncheberg“ erwarten sollen, daß hier in der *Ma*-Linie eine rein weibliche Rasse zur Ausbildung gelangen würde. Die Tatsache, daß diese Erwartung sich nicht erfüllt, sondern daß sich gerade an diesem Punkt die einzige wesentliche Abweichung vom parallelen Verlauf der *Ma*- und *mama*-Kurven ergibt, ist sicherlich kein Zufall. Sie spricht vielmehr für das Bestehen einer Schranke, über die hinaus die σ -Häufigkeit — jedenfalls durch die Wirksamkeit des *Ma*-Gens — nicht weiter abgesenkt werden kann. Diese Annahme findet eine weitere Stütze

darin, daß es auch durch bewußte Selektion besonders weibchenreicher Nachkommenschaften und deren Inzuchtung über mehrere Generationen hinweg nicht gelang, den durchschnittlichen ♂-Prozentsatz noch weiter zu senken (Tabelle 8). Ganz allgemein kann also festgehalten werden, daß durch die Kurven der ♂-Indices der *Ma*- und der *mama*-Linien klar zum Ausdruck kommt, daß in keiner dieser beiden isolierten Gruppen ein auch nur annäherndes 1:1-Geschlechtsverhältnis realisiert ist, sondern daß in der *Ma*-Gruppe die ♀♀, in der *mama*-Gruppe im allgemeinen die ♂♂ stark überwiegen. Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Populationen werden dabei offensichtlich nicht durch verschiedene *Ma*-Allele, sondern durch die wechselnden ♂-Werte bedingt. Das Geschlechtsverhältnis der Gesamtpopulationen muß dagegen aus dem Zusammenwirken zweier verschiedener Gegebenheiten verstanden werden: aus dem für die jeweilige Population charakteristischen ♂-Wert und der relativen Häufigkeit des *Ma*-Allels in dieser Population.

D. Untersuchungen an *Tracheoniscus rathkii* Bra. und *Tracheoniscus bosporanus* Verh.

Da der Form des *Porcellio scaber* sehr ähnliche Varianten auch von vielen anderen Porcellioniden bekanntgeworden sind, lag es nahe, weitere Spezies in die Untersuchungen einzubeziehen. Die Gelegenheit hierzu ergab sich zunächst bei den beiden *Tracheoniscus*-Arten *rathkii* BRA. und *bosporanus* VERH., 2 Vertretern eines der Gattung *Porcellio* nächstverwandten, in älteren Arbeiten vielfach sogar noch mit ihr vereinigten Genus. Für beide Arten konnten wiederum prinzipiell die gleichen Erscheinungen festgestellt werden, wie sie schon bei *P. scaber* beobachtet wurden; ein Teil dieser Befunde wurde bereits in einer vorläufigen Mitteilung (DE LATTIN 1950) kurz dargestellt. Das diesen Untersuchungen zugrunde liegende Zahlenmaterial kommt allerdings bei weitem nicht demjenigen gleich, das von *P. scaber* vorliegt; dennoch bestehen meines Erachtens keine ernsthaften Bedenken, die hier erzielten Ergebnisse für die Diskussion des Problems mit heranzuziehen, da sie den bei *P. scaber* erzielten aufs beste entsprechen und daher eine gute zusätzliche Stützung derselben darstellen.

1. Das normale Geschlechtsverhältnis der *Tracheoniscus*-Arten.

Die beiden hier herangezogenen Arten sind — genau wie *P. scaber* — dadurch charakterisiert, daß bei ihnen bisher keine Monogenie festgestellt wurde. Diese Tatsache wurde bei dem mitteleuropäischen *T. rathkii*, von welchem ausreichend Material vorlag, an insgesamt 253 ♀♀ geprüft, so daß sie ausreichend gesichert erscheint; die relativ wenigen ♀♀ (17), die von *T. bosporanus* zur Verfügung standen, verhielten sich ebenso.

Tabelle 8. Geschlechtsverhältnisse einiger Zuchten aus dem auf Weibchenhäufigkeit selektierten *Ma*-Stamm WR/II.

Lfd. Nr.	Zucht-Nr.	Anzahl ♀♀	Anzahl ♂♂	♂-Rate %
1	S 324	29	4	12,12
2	S 325	8	—	—
3	S 326	36	3	8,33
4	S 329	21	5	19,23
5	S 330	18	2	10,00
6	S 362	13	—	—
7	S 363	28	4	12,5
8	S 365	11	2	15,38
9	S 392	22	7	24,13
10	S 444	21	3	12,5
11	S 453	28	7	20,0
12	S 462	17	1	5,55
13	S 476	31	5	13,88
Summe	—	283	43	M=11,81 ± 4,3

Tabelle 9. Verteilung der Farbtypen und des Geschlechts in den wilden Populationen von *Tracheoniscus*.

Art	Populationen	Ins-gesamt		f-Tiere			Ins-gesamt		re-Tiere			Gesamt-Geschlechts-verhältnis ♀:♂	Bemerkungen
		Anzahl ♂	Anzahl ♀	Anzahl ♂	♂-Rate %	Anzahl ♂	Anzahl ♀	Anzahl ♂	Anzahl ♀	♂-Rate %	Anzahl ♂		
<i>T. rathkii</i>	Düsseldorf	852	784	68	7,7	565	395	565	395	59,5	1179	633	außerdem 1 leuzistisches ♀ (schwach grau getönt)
	Seesen	257	231	26	10,1	229	383	229	383	37,7	614	255	
	Wolfenbüttel	140	132	8	5,7	96	192	96	192	33,3	420	104	
<i>T. bosporanus</i>	Würzburg	101	93	8	7,9	124	120	124	120	49,0	346	132	außerdem 1 leuzistisches ♀ (schwach grau getönt)
	Belgrad-Orman	99	93	6	6,1	92	98	92	98	48,4	191	98	
	Inkavaköy	85	82	3	3,5	110	132	110	132	77,5	217	113	
	Summe	1534	1415	119	M = 6,8 ± 2,8	1216	1329	1216	1329	M = 50,9 ± 19,5	2967	1335	

Freilandpopulationen lassen kein von den bei *P. scaber* gemachten Beobachtungen wesentlich abweichendes Bild erkennen. Wie sich aus der beigefügten Tabelle 9 ergibt, sind an allen Fundstellen stets ♂♂ und ♀♀ in größerer Zahl vorhanden. Ein wirkliches 1:1-Geschlechtsverhältnis fand ich jedoch in keinem einzigen Falle verwirklicht; stets überwiegt das weibliche Geschlecht sehr deutlich, so daß das Geschlechtsverhältnis zwischen einem 2:1- bis 3:1-Verhältnis schwankt. Die realen Werte der ♂-Indices, die zwischen einem Minimum von 19,8% (Herkunft Wolfenbüttel) und einem Maximum von 35,9% (Herkunft Düsseldorf) variieren, liegen also in ihrer Gesamtheit wesentlich tiefer als bei *Porcellio*.

Was das in Kontrollzuchten festgestellte Geschlechtsverhältnis anbetrifft, so findet man — analog zu *P. scaber* — ein grundsätzlich ähnliches Verhalten vor. Jedoch liegen hier, wo die Verhältniszahlen einzelner Nachkommenschaften und nicht die Durchschnittswerte ganzer Populationen beurteilt werden, wesentlich größere Variationsbreiten vor, deren Extremwerte nach beiden Seiten verschoben sind. Diese Verschiebung erfolgt allerdings nicht gleichmäßig nach beiden Seiten, denn während das Minimum der Freiland-♂-Indices hier kaum um 10% unterschritten wird, ist die nach der anderen Seite erfolgte Ausweitung wesentlich größer, so daß gelegentlich sogar ♂-Indices von über 60% erreicht wurden. Ein solches Verhalten legt nun allerdings tatsächlich die Annahme des Fehlens eines einfachen XY-Mechanismus recht nahe, ohne indessen einen eindeutigen Beweis dafür zu erbringen.

2. Das *Varius*-Gen.

Unregelmäßig licht gescheckte Varianten sind bei den verschiedensten *Tracheoniscus*-Arten durchaus keine Seltenheit. Bei *T. rathkii* wurden sie in allen untersuchten Populationen in großer Anzahl vorgefunden. Diese Tiere entsprechen in ihrem Aussehen weitgehend der f. *marmoratus* von *P. scaber*, unterscheiden sich aber von dieser sofort dadurch, daß die lichten Areale hier viel kleiner und feiner verteilt sind als

bei diesem (Abb. 5 und 6). Außerdem bestehen sie nahezu immer zu einem gewissen, wenn auch oft kleinen Prozentsatz aus roten Chromatophoren, wodurch ein recht buntes, „unruhiges“ Aussehen dieser Tiere zustande kommt. Bei *P. scaber* kommen zwar auch gelegentlich Erythrophoren vor, die aber dann



Abb. 5.

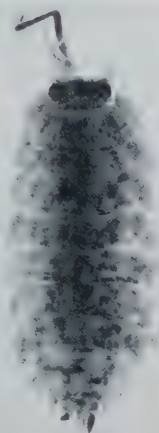


Abb. 6.



Abb. 7.

Abb. 5. *Tracheoniscus rathkii* BRA., Normalform (vv) ♀.

Abb. 6. *Tracheoniscus rathkii* BRA., Varius-Form (V) ♀.

Abb. 7. *Tracheoniscus bosporanus* VERH. Normalform (vv) ♂.



a



b

Abb. 8 a u. b. *Tracheoniscus bosporanus* VERH. Varius-Form (V) 2 ♀♀. 2 ♀♀ mit verschiedener Intensität der Scheckung.

meist die gesamten Scheckungsareale einheitlich rot färben; ähnlich bunte Tiere, wie sie bei *T. rathkii* normalerweise auftreten, sind bei *P. scaber* eine große Seltenheit. Dieses bunte Aussehen wird bei *T. rathkii* zudem noch dadurch gesteigert, daß diese Art schon normalerweise lichte Zeichnungen besitzt, die zwar auch mit zunehmendem Alter reduziert werden, aber niemals ganz verschwinden.

Im einzelnen sind diese Varius-Tiere ebenso variabel wie die *Marmoratus*-Formen des *P. scaber*. Neben relativ dunklen Tieren, deren Scheckung kaum auffällt, finden sich die verschiedensten Helligkeitsstufen bis zu solchen Formen, bei

Tabelle 10. *Aufspaltungszahlen und Geschlechtsverhältnisse einiger Nachkommenschaften von Tracheomiscus rathkii.*
(Es wurden je 7 Nachkommensgruppen ausgewählt.)

Zucht-Nr.	Elterntiere	Zahl der P -Tiere	Anzahl $\frac{\sigma}{\sigma}$	Anzahl $\frac{\sigma}{\sigma}$	δ -Rate %	Zahl der vv -Tiere	Anzahl $\frac{\sigma}{\sigma}$	Anzahl $\frac{\sigma}{\sigma}$	δ -Rate %	Bemerkungen
104	♀ 158 × ♂ 201	20	18	2	10,0	—	—	—	—	VV × VV
298	♀ 284 × ♂ 117	41	33	8	19,5	—	—	—	—	
339	♀ 340 × ♂ 341	21	18	3	14,3	—	—	—	—	
343	♀ 350 × ♂ 351	46	42	4	8,7	—	—	—	—	
452	♀ 415 × ♂ 416	44	39	5	11,4	—	—	—	—	
478	♀ 113 × ♂ 351	41	36	5	12,2	—	—	—	—	Vv × vv [oder reziprok = (×)]
526	♀ 196 × ♂ 197	33	26	7	21,2	—	—	—	—	
109	♀ 159 × ♂ 168 (×)	28	25	3	10,7	23	9	14	60,9	
110	♀ 161 × ♂ 168	21	17	4	19,0	19	8	11	57,9	
115	♀ 155 × ♂ 208 (×)	29	25	4	13,8	29	17	12	41,4	
135	♀ 182 × ♂ 199	22	18	4	18,2	27	13	14	51,9	Vv × Vv
146	♀ 191 × ♂ 198	13	11	2	15,4	9	6	3	33,3	
196	♀ 248 × ♂ 250	20	20	—	—	26	14	12	46,2	
471	♀ 373 × ♂ 375 (×)	12	12	—	—	10	6	4	40,0	
120	♀ 153 × ♂ 210	34	30	4	11,8	4	3	1	25,0	
129	♀ 175 × ♂ 204	31	25	6	19,3	15	6	9	60,0	Vv × Vv
130	♀ 176 × ♂ 204	23	22	1	4,3	8	5	3	37,5	
141	♀ 154 × ♂ 210	31	27	4	12,9	13	9	4	30,8	
145	♀ 190 × ♂ 194	29	24	5	17,2	6	2	4	66,7	
148	♀ 192 × ♂ 194	33	29	4	12,1	9	3	6	66,7	
175	♀ 224 × ♂ 227	25	23	2	8,0	7	4	3	42,9	vv × vv
101	♀ 143 × ♂ 143 _a	—	—	—	—	51	24	27	52,9	
111	♀ 166 × ♂ 218	—	—	—	—	19	12	7	36,8	
112	♀ 167 × ♂ 209	—	—	—	—	47	21	26	55,3	
114	♀ 160 × ♂ 216	—	—	—	—	44	25	19	43,2	
116	♀ 169 × ♂ 209	—	—	—	—	18	—	7	38,9	vv × vv
121	♀ 154 × ♂ 208	—	—	—	—	31	13	18	58,1	
124	♀ 164 × ♂ 217	—	—	—	—	43	17	26	60,5	
	Summe	597	520	77	M = 13,7 ± 3,06	458	228	230	M = 47,9 ± 7,98	

Tabelle 11. Aufspaltungszahlen und Geschlechtsverhältnisse einiger Nachkommenschaften von *Tracheoniscus bosporanus*.

cht- nr.	Elterntiere	Zahl der V-Tiere	Anzahl ♀ ♀	Anzahl ♂ ♂	♂-Rate %	Zahl der vv-Tiere	Anzahl ♀ ♀	Anzahl ♂ ♂	♂-Rate %	Bemerkungen
56	♀ B ₁ ^{Vv} (Wildfg.)	27	23	4	14,8	23	13	10	43,5	offen- sichtlich Vv ♀ × vv ♂
72	♀ B ₃ ^{Vv} × ♂ b ₁ ^{vv}	17	13	4	23,5	16	11	5	31,3	} Vv × vv oder vv × Vv
79	♀ B ₅ ^{Vv} × ♂ 2 ^{vv}	14	12	2	14,3	19	12	7	36,8	
81	♀ B ₆ ^{vv} × ♂ 3 ^{Vv}	14	14	—	—	10	4	6	60,0	
82	♀ B ₇ ^{vv} × ♂ 5 ^{Vv}	19	15	4	21,1	25	11	14	56,0	
05	♀ B ₁₁ ^{Vv} × ♂ 6 ^{vv}	20	17	3	15,0	21	13	8	38,1	} Vv × Vv
89	♀ B ₈ ^{Vv} × ♂ 3 ^{Vv}	21	21	—	—	8	3	5	62,5	
11	♀ B ₁₃ ^{Vv} × ♂ 5 ^{vv}	25	23	2	8,0	8	4	4	50,0	
92	♀ B ₉ ^{vv} × ♂ 1 ^{vv}	—	—	—	—	23	13	10	43,5	} vv × vv
15	♀ B ₁₄ ^{vv} × ♂ 7 ^{vv}	—	—	—	—	46	24	22	47,8	
16	♀ B ₁₅ ^{vv} × ♂ 9 ^{vv}	—	—	—	—	39	22	17	43,7	
Summe		157	138	19	M = 16,1 ± 6,72	238	130	108	M = 46,6 ± 8,85	

denen die dunkle Pigmentierung so stark reduziert ist, daß man schon eher von einer dunklen Marmorierung auf lichtem Grund sprechen könnte.

Bei dem wesentlich größeren, türkischen *T. bosporanus* findet sich an den beiden bisher bekanntgewordenen Orten seines Vorkommens eine ganz entsprechende Farbvariante (Abb. 7 und 8). Sie unterscheidet sich von derjenigen des *T. rathkii* eigentlich nur dadurch, daß die lichten Areale in noch feinerer Verteilung und meist auch in größerer Häufigkeit auftreten, und daß Erythrophen an deren Aufbau im allgemeinen in weit stärkerem Maße beteiligt sind als bei der vorgenannten Art.

Der Erbgang dieser *Variis*-Form beider Arten entspricht durchaus demjenigen des *Ma*-Faktors von *P. scaber*. Beide werden durch je ein vollständig dominantes, autosomales Gen mit offenbar 100%iger Penetranz und stark wechselnder Expressivität bedingt (Tabelle 10 und 11). Ernst zu nehmende Abweichungen von einem normalen 1:1- bzw. 3:1-Verhältnis der Aufspaltungen wurde in keinem Falle beobachtet. Die Ursache für die starke Variationsbreite der *Variis*-Phänotypen ist vermutlich im Vorhandensein von Modifikatoren zu suchen, deren exakter genetischer Nachweis allerdings noch nicht erbracht wurde.

3. Das Geschlechtsverhältnis bei den vv- und den VV-Stämmen.

Von besonderem Interesse mußte die Prüfung der Geschlechtsverhältnisse innerhalb reiner V- und vv-Nachkommenschaften sein. Die Untersuchung derselben ergab, daß sie sich im Prinzip genau so verhalten wie diejenigen der *Ma*- und *mama*-Gruppen von *P. scaber*. Auch bei den beiden *Tracheoniscus*-Arten wird also das Geschlechtsverhältnis durch das V-Allel stark beeinflusst und in

weiblicher Richtung verschoben, wie dies aus den Tabellen 10 und 11 eindrucksvoll hervorgeht.

Im einzelnen ergeben sich allerdings einige Abweichungen gegenüber den bei *P. scaber* beobachteten Verhältnissen, die indessen an der prinzipiellen Gleichheit

Tabelle 12. Prüfung von Freiland-Weibchen von *Porcellio scaber* der Population Würzburg auf homo- oder heterozygotes Vorhandensein des *Ma*-Allels.

Lfd. Nr.	Weibchen	Aufspaltungs- ergebnis	
		<i>Ma</i>	<i>mama</i>
1	P. S. 3	9	10
2	P. S. 4	16	13
3	P. S. 5	7	9
4	P. S. 6	16	18
5	P. S. 7	23	17
6	P. S. 8	17	—
7	P. S. 9	11	11
8	P. S. 10	15	10
9	P. S. 11	39	—
10	P. S. 12	17	19
11	P. S. 13	14	18
12	P. S. 14	19	15

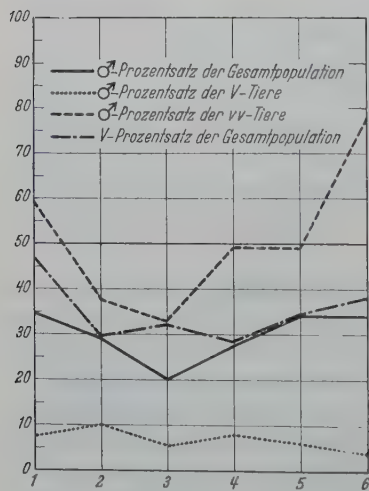


Abb. 9. Kurvenmäßige Darstellung der ♂-Raten aus der Konzentration des *V*-Allels in verschiedenen Populationen von *Tracheoniscus rathkii* und *bosporanus*. 1 Düsseldorf; 2 Seesen; 3 Wolfenbüttel; 4 Würzburg; 5 Belgrad Orman; 6 Inkayaköy.

also hier genau die gleiche Intensität wie der *Ma*-Faktor. Man wird ihm also sicherlich genau die gleiche verweiblichende Wirkung wie dem *Ma*-Allel zusprechen müssen, allerdings mit der Einschränkung, daß beide die ♂-Häufigkeit niemals unter einen bestimmten unteren Grenzwert abzusenken vermögen.

des Verhaltens beider Gattungen nichts zu ändern vermögen. So fällt vor allem die Tatsache auf, daß die ♂-Indices innerhalb der *vv*-Gruppe der *Tracheoniscus*-Arten wesentlich tiefer liegen als bei den *mama*-Tieren von *P. scaber*. In der *V*-Klasse liegen die ♂-Indices demgegenüber aber nicht nennenswert tiefer als bei den *Ma*-Tieren. So ergibt denn auch ein Vergleich der kurvenmäßigen Darstellung der ♂-Indices der *V*- und der *vv*-Tiere (Abb. 9) mit denen der *Ma*- und *mama*-Linien (Abb. 4) eine deutliche Divergenz derart, daß der Kurvenverlauf der beiden Farballele von *P. scaber* einen durchweg sehr viel weiteren Abstand aufweist, als dies bei den *Tracheoniscus*-Arten der Fall ist. Es wäre aber sicherlich irreführend, wollte man hieraus auf eine schwächer verweiblichende Wirkung des *V*-Allels schließen. Der verschiedene Abstand der Kurven beider Arten wird nämlich in erster Linie durch den niederen ♂-Wert der *vv*-Tiere hervorgerufen. Eine ebenso starke Verschiebung der ♂-Indices, wie sie bei *P. scaber* durch den *Ma*-Faktor bedingt wird, müßte also in manchen Fällen die ♂-Häufigkeit in der *V*-Gruppe bis auf 0% absenken. Nun liegen die Dinge aber offenbar so, daß ein solcher völliger Ausfall der ♂♂ auch in der *V*-Gruppe nicht möglich ist, da ein bestimmter geringfügiger Prozentsatz der Nachkommen sich stets — ungeachtet der Farbgen-Wirkung — zu ♂♂ entwickelt. Daß dies tatsächlich so ist, wird durch das Verhalten der beiden Populationen „Düsseldorfer“ und „Inkayaköy“ aufs beste bestätigt, wie sich ja auch schon bei *P. scaber* ein Hinweis in dieser Richtung fand. Bei diesen findet sich nämlich trotz auffallend hoher ♂-Indices bei den *vv*-Tieren in der *V*-Gruppe eine mindestens ebenso große ♀-Häufigkeit wie bei den anderen Populationen; das *V*-Allel entfaltet

Man kann also zusammenfassend sagen, daß den beiden *Tracheoniscus*-Arten *rathkii* und *bosporanus* je ein Farballel eigen ist, das sich in seiner morphologischen Manifestation, seinem dominanten Erbgang und seiner autosomalen Lage grundsätzlich ebenso verhält wie der *Marmoratus*-Faktor des *P. scaber*, und das darüber hinaus auch noch in prinzipiell der gleichen Weise eine sehr bedeutende Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses in weiblicher Richtung bedingt. Es erscheint nach diesen Befunden wohl gerechtfertigt, die *ma*-Allele des *P. scaber* und die *v*-Allele der *Tracheoniscus*-Arten auch ohne direkte Prüfung im Kreuzungsexperiment — die sich bei diesen einander schon zu fernstehenden Arten bisher noch nicht bewerkstelligen ließ — als homologe Gene aufzufassen.

4. Die Geschlechtsverhältnisse der verschiedenen Populationen.

Wie bei *Porcellio* zeitigt auch bei diesen Arten die Prüfung der Geschlechtsverhältnisse innerhalb der verschiedenen Populationen recht interessante Ergebnisse. Auch bei den *Tracheoniscus*-Arten läßt sich eine starke Variabilität hinsichtlich der zahlenmäßigen Verteilung der Geschlechter konstatieren. Die Ergebnisse wurden auch hier in Form von Kurven zusammengestellt (Abb. 9), wodurch die bestehenden Unterschiede besonders übersichtlich zur Darstellung gelangen.

Ein Vergleich des Kurvenbildes beider Gattungen ergibt zunächst eine sehr deutliche Verschiedenheit derart, daß die Gesamt-♂-Indices bei *Tracheoniscus* deutlich tiefer liegen als bei dem zuvor untersuchten Genus. Der Grund hierfür ist zweifellos in dem zumeist viel kleineren ♂-Wert der *vv*-Tiere zu suchen, der im Zusammenwirken mit der *V*-Allel-Häufigkeit die ♂-Indices in den Gesamtpopulationen bestimmt. Daß dem tatsächlich so ist, ergibt sich schon allein daraus, daß die Schwankungen in der *V*-Häufigkeit zumeist nicht allzu groß sind, und daß das *V*-Allel vor allem eine durchschnittlich schwächere Konzentration besitzt als das *Ma*-Allel bei *Porcellio*.

Was die ♂-Indices in der *vv*-Gruppe anbetrifft, so findet sich bei ihnen die gleiche große Variabilität wie man sie auch bei *P. scaber* beobachten kann. Der Kurvenverlauf selbst ist allerdings sehr wesentlich von demjenigen bei dieser Art verschieden, da die ♂-Indices hier viel tiefer, meist unter der 50%-Linie, liegen. Eine Ausnahme hiervon machen nur je eine Population von *T. rathkii* und *T. bosporanus*, mit 59,9% bzw. 77,5% ♂♂ in der *vv*-Gruppe.

Die Kurve der ♂-Raten in der *V*-Gruppe zeigt demgegenüber auffallende Abweichungen, die keineswegs nur in der zu erwartenden starken Absenkung der ♂-Indices zum Ausdruck kommt, sondern auch in deren ganz anderen Verlauf. Diese *V*-Kurve erstreckt sich nämlich in Form einer nur ganz schwach gewellten Linie in fast waagerechter Allgemeinrichtung in dem relativ sehr schmalen Raum zwischen 3,5% und 10,1% durch das Bild. Das besagt also, daß einer Variationsbreite von 44,2% bei der normalen *vv*-Gruppe eine solche von nur 6,6% unter den *V*-Tieren gegenübersteht. Es ergibt sich also eine sehr stark eingeeengte Variationsbreite der ♂-Indices bei den *V*-Asseln. Es ist dies ein Befund, der auf den ersten Blick nicht recht zu dem Verhalten des *P. scaber* passen will, bei welchem eine zumindestens ungefähre Parallelität zwischen den Kurven der *vv*- und *V*-Gruppe gefunden wurde. Die Differenz stellt sich indessen als eine scheinbare heraus, wenn man auf die schon zuvor gemachte Annahme zurückgreift,

daß die ♂♂ aller Populationen, gleichgültig ob sie in den *vv*-Gruppen hoch oder tief liegen, durch die lediglich relativ verweiblichende Wirksamkeit der *V*-Allele nur bis zu einem bestimmten Tiefpunkt gesenkt werden können, über den hinaus sie nicht zu wirken vermögen. Unter der Voraussetzung, daß der verweiblichende Einfluß der *V*-Allele sehr stark ist — eine Annahme, die durch das Verhalten der Populationen „Düsseldorf“ und „Inkayaköy“ vollauf bestätigt wird — erscheint es nun leicht verständlich, daß auf diese Weise die ♂-Indices aller Populationen, unabhängig von ihrem jeweiligen Index in der *vv*-Gruppe, in der *V*-Gruppe auf einen sehr einheitlichen niederen Wert abgesenkt werden. Die Kurve der ♂-Indices der *V*-Tiere würde also bei *Tracheoniscus* gleichzeitig die ungefähre Lage der Tiefpunkte anzeigen, über die hinaus die ♂-Häufigkeit durch das *V*-Allel nicht mehr weiter abgesenkt werden kann. Da eine solche Nivellierung der *Ma*-Kurve bei *P. scaber* auch nicht in angenäherter Form zu erkennen ist, darf angenommen werden, daß die Wirkung des *Ma*-Allels in denjenigen Populationen, die eine besonders hohe ♂-Rate der *mama*-Stämme erkennen lassen, nicht ausreicht, um den erwähnten Tiefpunkt ganz zu erreichen. Auf diese Weise kommt dann natürlich ein sehr viel kurvenreicherer Verlauf zustande als bei *Tracheoniscus*.

E. Diskussion der Ergebnisse.

In der folgenden Diskussion der an *Porcellio* und *Tracheoniscus* gewonnenen Ergebnisse müssen 3 verschiedene Fragenkomplexe eingehender behandelt werden. Einmal muß nämlich geprüft werden, inwieweit wir berechtigt sind, das Auftreten unterschiedlicher Geschlechtsverhältnisse in den erblich verschiedenen Farbassen auf die Wirksamkeit des Farballels selbst zurückzuführen (was in den vorhergehenden Ausführungen stets stillschweigend vorausgesetzt wurde); weiter soll untersucht werden, ob Parallelfälle zu diesen Beobachtungen bereits bekannt sind; und schließlich muß festgestellt werden, welche Folgerungen allgemeiner Art aus diesen Befunden gezogen werden dürfen.

1. Farbgen und Geschlechtsverhältnis.

In den bisherigen Abschnitten wurde stets vorausgesetzt, daß die stark voneinander abweichenden Geschlechtsverhältnisse bei den *Ma*- und *mama*-Stämmen von *Porcellio scaber* (bzw. bei den *V*- und *vv*-Stämmen der *Tracheoniscus*-Arten) auf ein direktes Eingreifen dieser Farballale in die Geschlechtsrealisation zurückzuführen sei. Diese Annahme ist indessen keineswegs die einzig mögliche Erklärung der gegebenen Tatsachen. Sie ist — obwohl dies dem unbefangenen Beurteiler sicherlich zunächst so scheinen mag — nach allem, was wir im Augenblick über die Vererbung des Geschlechts wissen, sogar nicht einmal die wahrscheinlichste unter den gegebenen Möglichkeiten, und es bedarf daher sehr einer analysierenden Betrachtung, inwieweit sie trotzdem gerechtfertigt erscheint.

Unterschiedliche Geschlechtsproportionen in 2 monogen bedingten Farbrassen einer Art können theoretisch auf recht verschiedene Weise zustandekommen. Es müssen für ein solches Verhalten die in der tabellarischen Übersicht zusammengestellten Möglichkeiten in Betracht gezogen werden:

A. Durch sekundäre Modifikation der primär gegebenen Aufspaltungsverhältnisse.

1. Durch unterschiedliche Sterblichkeit der Geschlechter in den verschiedenen Farbrassen.

2. Durch gerichtete Reduktion unter Einwirkung des Farbgens.

3. Durch Geschlechtsumwandlung.

4. Durch Certation, d. h. unterschiedliche Befruchtungschancen der für das Farballer verschiedenen Spermien.

5. Durch Beeinflussung der Farbmanifestation unter dem Einfluß des Geschlechts.

B. Durch direkte Einwirkung autosomaler Gene.

1. Durch ein mit dem Farbgem sehr eng oder absolut gekoppeltes Gen.

2. Durch direkte Wirkung der Farballer.

Es ergibt sich also die Frage, ob es angesichts dieser beträchtlichen Anzahl von Erklärungsmöglichkeiten dennoch möglich ist, einen exakten Entscheid in der einen oder anderen Richtung zu fällen. Im folgenden soll daher geprüft werden, welche von diesen zunächst gegebenen Erklärungsmöglichkeiten mit den experimentellen Ergebnissen nicht übereinstimmen und daher auszuschließen sind.

Zu A_1 . Diese Erklärungsmöglichkeit basiert auf 2 verschiedenen Voraussetzungen: einmal derjenigen, daß den beiden Farbrassen eine verschiedene Vitalität zukommt, und daß darüber hinaus diese verschiedenen Vitalitätsgrade jeweils besonders in einem der beiden Geschlechter zum Ausdruck kommen. Diese Annahme hatte ich (DE LATTIN 1939) anfänglich als die plausibelste angesehen; sie wird bereits von VANDEL (1945) in Zweifel gezogen, und nach meinen jetzigen Ergebnissen muß ich seiner ablehnenden Haltung durchaus zustimmen, ohne indessen seinen Interpretationsversuch (vgl. A_5 !) akzeptieren zu können.

Wäre nämlich das abweichende Geschlechtsverhältnis tatsächlich auf die *Ma*-Linie beschränkt, so ließe sich diese Interpretation mit relativ einfachen und wohl-bekannten genetischen Argumenten durchführen. Nachdem sich jedoch herausgestellt hat, daß auch das Geschlechtsverhältnis der *mama*-Gruppe in keiner Weise einem 1:1-Verhältnis entspricht, sondern nur — umgekehrt wie bei den *Ma*-Stämmen — stark überwiegende ♂-Zahlen aufweist, gestaltet sich eine auf dieser Basis aufbauende Erklärung wesentlich schwieriger. Man ist nämlich jetzt zu der komplizierten Annahme gezwungen, daß unter dem Einfluß des *Ma*-Allels bevorzugt die ♂♂, unter demjenigen der homozygoten *mama*-Kombination dagegen vornehmlich die ♀♀ zum Absterben kommen. Eine solche Annahme, die ja letztlich besagen würde, daß in der Gesamtheit aller Individuen ein semiletales Gen zur Auswirkung gelangt, erscheint weder sonderlich plausibel, noch sprechen irgendwelche Parallelfälle dafür. Gegen sie sprechen nun aber wesentliche Tatsachen, nämlich:

1. daß sich in den Zuchten keine anormale Sterblichkeit nachweisen läßt,
2. daß das Mendelverhältnis für die Allele *Ma* und *ma* in spaltenden Kreuzungsnachkommenschaften niemals gestört erscheint, und
3. daß das Geschlechtsverhältnis der beiden Farbgruppen in den verschiedenen Stämmen in weiten Grenzen schwanken kann.

Unter diesen Argumenten ist das unter Punkt 1 genannte das wenigst überzeugende. Eine gewisse Sterblichkeit läßt sich ja in den Zuchten auch bei sorgfältigster Pflege nicht ausschalten; sie ist zu einem großen Teil darauf zurückzuführen, daß in der Häutung befindliche Tiere von ihren Wurfgeschwistern angefressen werden und daran zugrunde gehen. Obwohl man nun gewiß kaum annehmen kann, daß derartiger Ausfall eine charakteristische Beziehung zur Färbung und Geschlecht hat, wird hierdurch doch ein gewisser Unsicherheitsfaktor eingeführt, der sich nie völlig ausschließen läßt. Es dürfte daher wohl richtiger sein, diesem Argument keine entscheidende Bedeutung beizumessen. Sicher bleibt allerdings, daß so extreme Abweichungen vom 1:1-Geschlechtsverhältnis, wie sie etwa in der *Ma*-Gruppe des Ob-Stammes oder in der *mama*-Gruppe der Stämme Mb/1 und Wb zu beobachten sind, keinesfalls das Ergebnis dieser normalen Sterblichkeit sein können.

Wichtiger erscheint Punkt 2. Ein ungestörtes Mendelverhältnis der *ma*-Allele kann unter den hier erörterten Voraussetzungen nur dann zustande kommen, wenn nicht nur die Gesamtletalität in der *Ma*- und der *mama*-Gruppe gleich ist, sondern darüber hinaus auch die Sterblichkeit der *Ma*-♂♂ derjenigen der *mama*-♀♀ und die der *Ma*-♀♀ derjenigen der *mama*-♂♂ genau oder wenigstens annähernd entspricht.

Die Entscheidung hierüber schließlich wird durch den dritten Punkt, zusammen mit dem zuvor Gesagten, gefällt. In den vorherigen Kapiteln wurde festgestellt, daß das Geschlechtsverhältnis der beiden Farbklassen in den verschiedenen Populationen und Stämmen großen Schwankungen unterworfen ist. Die primären Schwankungen werden dabei durch die jeweiligen ♂-Werte verursacht. Das *Ma*-Allel verschiebt dieses primäre Verhältnis nur jeweils um einen gewissen Prozentsatz. Auf diese Weise ergeben sich nun aber in den beiden Farbgruppen einer Population stark voneinander abweichende Verhältnisse, die alles andere als eine bloße Umkehrung des ♂-♀-Verhältnisses sind. Es sei in diesem Zusammenhang nur auf die besonders instruktiven Verhältnisse im Stamm Mb/1 hingewiesen, wie denn in den Reinzuchten überhaupt niemals einem hohen ♂-Index in der *mama*-Gruppe ein besonders tiefer in der *Ma*-Gruppe entspricht. Gerade dies müßte aber der Fall sein, wenn die ungestörte Mendelspaltung verstanden werden soll. Hier besteht also ein offenkundiger Widerspruch zwischen den Ergebnissen der Faktorenanalyse und der Geschlechterverteilung, aus welchen nach diesen Feststellungen mit Sicherheit geschlossen werden muß, daß selektive Sterblichkeit der beiden Geschlechter und Farbklassen als Interpretation für die beobachteten abweichenden Geschlechtsverhältnisse nicht in Betracht kommt.

Zu *A*₂. Die Annahme des Auftretens einer gerichteten Reduktion [wie sie etwa bei dem Schmetterling *Talaeporia tubulosa* nachgewiesen werden konnte (SEILER 1920)] erscheint deswegen von besonderer Bedeutung, weil eine solche von VANDEL (1938) herangezogen wird, um die Erscheinung der Monogenie bei verwandten Arten zu erklären. Man könnte also annehmen, daß unter dem Einfluß des Allels *Ma* im ♀ (diese Hypothese hat die Existenz heterogameter ♀♀ zur Voraussetzung, eine Annahme, die VANDEL für die Isopoden auch aus anderen Gründen befürwortet!) ganz bevorzugt das ♂-bestimmende X-Chromosom in den Richtungskörper verlagert würde, während umgekehrt bei *mama*-♀♀ das gleiche mit dem ♀-bestimmenden Y-Chromosom der Fall wäre.

Die Entscheidung, ob eine solche gerichtete Reduktion vorliegt oder nicht, läßt sich nun relativ leicht fällen, wenn man die reziproken Kreuzungen zwischen *mama*- und *MaMa*-Stämmen vergleicht. Ein positives Ergebnis wäre dann erbracht, wenn in der Kreuzung *mama*-♀ × *MaMa*-♂ alle Nachkommen trotz ihres Phänotyps, den sie dem heterozygot vorhandenen *Ma*-Allel des Vaters verdanken, bevorzugt ♂♂ wären, da ja das Muttertier voraussetzungsgemäß dank seiner *mama*-Konstitution bevorzugt das Y eliminiert haben müßte. Ein solches Verhalten konnte jedoch in diesen F₁-Kreuzungen niemals festgestellt werden; sie verhielten sich vielmehr ebenso wie die reziproken Parallelkreuzungen und ergaben überwiegend ♀♀ (Tabelle 6).

Ein weiterer Versuch bestätigt diesen Befund. Kreuzt man nämlich *Mama*-♀♀ mit *mama*-♂♂ zurück, dann sollte man — gerichtete Reduktion vorausgesetzt — hier ein einheitliches Verhalten der gesamten Nachkommenschaft, ungeachtet deren 1:1-Aufspaltung für *Ma* und *mama*, erwarten, wobei die weibliche Tendenz, dem *Marmoratus*-Charakter der Mutter entsprechend, vorherrschen sollte. Tatsächlich findet man jedoch ein sehr verschiedenes Verhalten der beiden Farbtypen (Tabelle 13), nämlich Überwiegen der ♂♂ in der *mama*-Gruppe und Überwiegen der ♀♀ in der *Mama*-Gruppe. Auch hier widerspricht also das Kreuzungsergebnis der Annahme einer gerichteten Reduktion.

Tabelle 13. Vererbung der Geschlechter in den beiden Farbgruppen von F₂R-Nachkommenschaften der Kreuzung *Mama*-♀ × *mama*-♂.

Lfd. Nr.	Zucht-Nr.	<i>Ma</i> -Tiere			<i>mama</i> -Tiere		
		Anzahl ♀♀	Anzahl ♂♂	♂-Rate %	Anzahl ♀♀	Anzahl ♂♂	♂-Rate %
1	12	6	7	53,84	2	10	83,33
2	S 128	13	4	23,52	6	18	75,00
3	S 144	13	6	31,57	7	13	65,00
4	S 183	18	4	18,18	9	5	35,71
5	S 186	9	5	35,71	5	12	70,59
6	S 201	8	1	11,11	3	4	57,14
7	S 228	19	5	20,83	4	16	80,00
8	S 240	9	7	43,75	8	14	63,3
9	S 276	12	5	29,41	7	7	50,00
10	S 285	14	2	12,50	2	7	77,77
Summe	—	121	46	28,04 ± 3,89	53	46	M = 65,82 ± 13,40

Eine endgültige Widerlegung dieser Hypothese ist damit allerdings noch nicht geglückt, denn es besteht noch die Möglichkeit, daß die Abstoßung des Richtungskörpers erst nach der Besamung des Eies erfolgt, so daß der wesentliche richtende Einfluß von dem jeweiligen Allel des Spermiums ausgehen könnte. Es wurden daher folgende Kreuzungen durchgeführt:

1. *MaMa*-♀♀ × *Mama*-♂♂.
2. *MaMa*-♀♀ × *mama*-♂♂.
3. *Mama*-♀♀ × *mama*-♂♂.

Nach der gemachten Voraussetzung hätte man nun bei richtender Wirkung des Sperma-Allels folgendes Ergebnis erwarten sollen:

1. 50% *MaMa*-Tiere (vorwiegend ♀♀),
50% *Mama*-Tiere (vorwiegend ♂♂).

2. 100% *Mama*-Tiere (vorwiegend ♂♂).
3. 25% *MaMa*-Tiere (vorwiegend ♀♀),
 25% *Mama*-Tiere (*ma* von der Mutter, vorwiegend ♀♀),
 25% *Mama*-Tiere (*ma* vom Vater, vorwiegend ♂♂),
 25% *mama*-Tiere (vorwiegend ♂♂).
4. 50% *Mama*-Tiere (vorwiegend ♂♂),
 50% *mama*-Tiere (vorwiegend ♂♂).

Es sollten also vor allem die heterozygoten *Ma*-Typen der Kreuzungen 1, 2 und 4, aber auch die Hälfte der Heterozygoten der Kreuzungsnachkommenschaften von 3 (bei welchen dies nur nicht so gut nachprüfbar ist wie bei den anderen Kreuzungen) vorwiegend ♂♂ ergeben. Tatsächlich überwiegen aber bei *allen* homo- und heterozygoten *Ma*-Formen stets in gleicher Weise die ♀♀, so daß damit auch die Möglichkeit einer Einflußnahme des Sperma-Allels widerlegt erscheint.

Auch eine kombinierte Wirkung der in Ei und Sperma enthaltenen Allele liegt nicht vor, da sonst in der Kreuzung *Mama*-♀ × *Mama*-♂ die gesamte Nachkommenschaft bevorzugt aus ♀♀ bestehen müßte, während realiter die aus dieser Kreuzung resultierenden 25% *mama*-Tiere eine ausgesprochen ♂-reiche Gruppe darstellen.

Danach kann also festgestellt werden, daß die vorliegenden Befunde sich nicht durch die Annahme einer gerichteten Reduktion erklären lassen.

Zu *A*₃. Auch die Möglichkeit der Geschlechtsumwandlung muß für die Interpretation der gefundenen aberranten Geschlechtsverhältnisse ausscheiden. Ganz abgesehen davon, daß eine solche Geschlechtsumwandlung — die ja in den beiden Farbgruppen in genau reziproker Richtung verlaufen müßte — äußerst wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, wurde eine solche bei Porcellioniden noch in keinem einzigen Fall beobachtet, obwohl sowohl von VANDEL wie auch von mir selbst ein sehr großes Material der verschiedensten Arten auf das Geschlecht überprüft wurde. Gelegentlich auftretende ♂♂ können kaum als ein Hinweis in dieser Richtung gewertet werden. Außerdem wäre hierzu noch zu sagen, daß selbst dann, wenn die abweichenden Geschlechterzahlen tatsächlich durch Geschlechtsumwandlung zustande kämen, damit wenig für deren prinzipielles Verständnis gewonnen wäre, da ja dann immer noch die Frage offen bliebe, wodurch denn nun diese Umwandlungen eigentlich verursacht werden. Es würde also auf diese Weise lediglich eine für das Grundproblem zweitrangige Frage geklärt, die prinzipielle Entscheidung über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsverhältnis und Farbgen aber damit noch nicht gefällt werden.

Zu *A*₄. Eine weitere Erklärungsmöglichkeit wird durch die Annahme gegeben, daß die *Ma*- und *ma*-Spermien in *MaMa*-, *Mama*- und *mama*-♀♀ verschiedene Befruchtungschancen haben könnten, wobei man etwa an gehemmte oder geförderte Beweglichkeit von Spermien bestimmter genetischer Konstitution in ♀♀ von bestimmter genetischer Beschaffenheit denken könnte. Gegen eine solche Annahme spricht allerdings zunächst die Tatsache, daß die Voraussetzung für eine solche Interpretation das Vorhandensein männlicher Heterogametie ist, einer Erscheinung, die sowohl nach den Befunden VANDELs (1938) an *Trichoniscus* wie nach eigenen an *Cylisticus* bei den Oniscoideen sehr wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat. Die bei diesen Arten bekanntgewordenen Geschlechtsverhältnisse

lassen sich — will man sie überhaupt auf der Grundlage eines Homo-Heterogametrie-Schemas erklären — nur dann verstehen, wenn man die ♀♀ als das heterogamete Geschlecht auffaßt. In unserem speziellen Falle ergibt sich außerdem noch eine sehr bedeutende Komplikation, da ja hier nicht einfach eines der beiden Geschlechter seltener auftritt, sondern jeweils in zwei durch ein mendelndes Allel bedingten Farbrassen die Geschlechtsverhältnisse in entgegengesetzter Weise verschoben erscheinen. Dies würde also voraussetzungsgemäß besagen, daß nicht einfach ein Unterschied zwischen X- und Y-Spermien besteht, sondern daß hier erst die Kombination zweier Chromosomen, des Gonosoms und desjenigen Autosoms, das den *ma*-Locus trägt, im Zusammenwirken mit der jeweiligen genetischen Konstitution des ♀ die Entscheidung über die Befruchtungshäufigkeit der verschiedenen Spermiesorten bewirkt. Obwohl nun gegen eine solche Annahme nicht nur die große Kompliziertheit des Geschehens und die geringe Wahrscheinlichkeit von männlicher Heterogametrie in dieser Gruppe sprechen, sondern auch noch die Tatsache, daß die relativ wenigen Spermien einer Begattung für eine ganze Reihe von Würfen verwendet werden, also sicherlich zu einem unverhältnismäßig hohen Prozentsatz zur Befruchtung kommen, so läßt sich doch mit solchen Argumenten allein diese Möglichkeit nicht völlig ausschließen und es mußten daher weitere Untersuchungen angestellt werden. Zunächst galt es zu prüfen, ob bei 3:1- oder 1:1-Aufspaltungen in *Ma*- und *mama*-Formen die Spaltungszahlen ungestört bestehen bleiben. Die Tabelle 14 zeigt das Ergebnis dieser Untersuchung, aus der sich das völlig störungsfreie Aufspalten des *Mama*-Allelenpaares eindeutig ergibt. Ein solches ungestörtes Mendeln kann nun aber angesichts der sehr verschiedenen Geschlechterzahlen in beiden Gruppen und der gemachten Voraussetzungen nur dann verstanden werden, wenn die herabgesetzte Befruchtungsfrequenz der *Ma*Y-Spermien genau oder doch wenigstens annähernd derjenigen der *ma*X-Spermien entspräche. In einem solchen Falle bliebe infolge des prozentual sich entsprechenden Ausfalls an *ma*- und *Ma*-Spermien tatsächlich die normale Aufspaltung erhalten; außerdem könnte man mit einer solchen Annahme auch die bei den Reinzuchten vorliegenden Tatsachen und einen gewissen Prozentsatz der F₂- und F₂R-Aufspaltungen erklären. Viele dieser Aufspaltungen lassen sich aber hiermit

Tabelle 14. Ungestörte Mendel-Spaltung für das *Ma*-Allel in F₂-Nachkommenschaften.

Lfd. Nr.	Zucht-Nr.	<i>Ma</i> -Tiere			<i>mama</i> -Tiere		
		Anzahl ♀♀	Anzahl ♂♂	♂-Rate %	Anzahl ♀♀	Anzahl ♂♂	♂-Rate %
1	13	10	7	41,17	3	7	70,0
2	15	21	10	32,25	1	12	92,31
3	19	37	6	13,95	7	3	30,00
4	23	15	9	37,5	—	5	100,00
5	S 118	22	5	18,52	4	6	60,00
6	S 123	18	6	25,0	3	9	75,00
7	S 170	27	5	15,62	4	6	60,00
8	S 174	11	4	26,67	2	3	60,00
9	S 216	16	4	20,00	3	3	50,00
10	S 259	9	4	30,77	1	2	66,67
Summe	—	246		M = 26,15 ± 8,4	84		M = 66,40 ± 15,3

ebensowenig vereinbaren wie die Ergebnisse der F_1 -Kreuzungen. Bei den Nachkommen aus den letzteren dürfte nämlich ein ihrem äußeren *Ma*-Habitus entsprechendes Überwiegen der ♀♀ nur dann auftreten, wenn ein *MaMa*-Tier als Vater gewählt wurde, während im Falle der reziproken Kreuzung — entsprechend der vorzugsweisen Hemmung der *maX*-Spermien — in erster Linie ♂♂ auftreten sollten. Aus der Tatsache, daß sich die beiden reziproken F_1 -Kreuzungen in ihrem Geschlechtsverhältnis völlig gleichartig verhalten, geht aber hervor, daß der hier herangezogene Erklärungsversuch nicht zu Recht bestehen kann.

Man könnte zwar versucht sein, diese Schwierigkeit mit der Annahme zu umgehen, daß für die Spermienhemmung auch die genetische Konstitution des ♀ von Bedeutung sei, dergestalt etwa, daß *MaX*-Spermien zwar immer, *maY*-Spermien aber nur in *mama*-♀♀ und *maX*-Spermien nur in *Ma*-♀♀ überlegen seien. Eine solche Annahme würde in keinem Gegensatz zu den bei den Reinzuchten und F_1 -Nachkommenschaften gegebenen Verhältnissen stehen. Dagegen entstehen Schwierigkeiten beim Verständnis der F_2 -Zuchten, die unüberwindlich werden, wenn man die F_2R -Nachkommenschaften eines *Mama*-♀ mit einem *mama*-♂ heranzieht. In der Nachkommenschaft einer solchen Kreuzung müßten nämlich beide entstehenden Farbklassen, entsprechend unserer Voraussetzung von der Bevorzugung der *maX*-Spermien in der *Ma*-Mutter, sich bevorzugt aus ♀♀ zusammensetzen; wie die beigefügte Tabelle 13 zeigt, ist dies nicht der Fall, sondern das Geschlechtsverhältnis beider Farbklassen verhält sich genau entgegengesetzt und so, wie es dem Farbtypus der Tiere entspricht. Damit scheidet auch diese zusätzliche Hilfsannahme aus der Diskussion aus.

Bei den bisherigen Überlegungen blieb außerdem noch ein weiterer wesentlicher Gesichtspunkt unberücksichtigt. Wie schon gesagt, ist (in Anbetracht des ungestörten Mendelverhältnisses) Vorbedingung dieser Interpretationsmöglichkeit eine ungefähre prozentuale Gleichwertigkeit der Hemmung der beiden jeweils benachteiligten Spermienarten. Eine solche Voraussetzung führt aber, wie in Tabelle 15 an einigen willkürlich gewählten Hemmungsprozenten demonstriert wird, notwendigerweise dazu, daß in den beiden aus F_2 -Aufspaltungen resultierenden Farbgruppen, die ♂-Prozente der *Ma*-Gruppe bei weitem nicht so stark absinken wie die ♀-Prozente der *mama*-Gruppe, und außerdem dazu, daß mit sinkendem ♀-Prozentsatz der *mama*-Gruppe notwendigerweise ein eben solches, wenn auch nicht so starkes Absinken der ♂-Prozente in der *Ma*-Gruppe parallel laufen muß. Beides ist aber realiter keineswegs der Fall. In den meisten Stämmen liegen vielmehr die ♂-Prozente in der *Ma*-Gruppe unverkennbar viel tiefer als die ♀-Prozente in der *mama*-Gruppe, und zwar auch dann, wenn man lediglich die aus F_2 -Nachkommenschaften herauspaltenden Farbgruppen berücksichtigt. Außerdem zeigt der kurvenmäßige Vergleich des Geschlechtsverhältnisses der *Ma*- und *mama*-Tiere in den einzelnen Stämmen mit geradezu frappanter Deutlichkeit, daß nicht nur nicht von einem parallelen Absinken der *Ma*-♂- und *mama*-♀-Prozente die Rede sein kann, sondern daß gerade umgekehrt einem hohen ♂-Index in der *mama*-Gruppe ein ebensolcher in der *Ma*-Gruppe entspricht. Auch diese Ergebnisse sprechen also mit aller Deutlichkeit gegen die in diesem Absatz erörterte Erklärungsmöglichkeit, die daher gleichfalls ausscheiden muß.

Zu A_5 . VANDEL erklärte (1945) die abweichenden Geschlechtsverhältnisse in den *Ma*-Nachkommenschaften mit der bei vielen Oniscoideen zu beobachtenden Tendenz zur Aufhellung im weiblichen und zur Verdunkelung im männlichen Geschlecht. Auch diese Annahme wird jedoch den gegebenen Tatsachen nicht gerecht. Zunächst muß in Betracht gezogen werden, daß die allgemeine Aufhellung der Jugendstadien, die erst allmählich mit der altersbedingten Ausbreitung des Pigmentzellsystems verschwindet, mit der hellen Scheckung, die durch das *Ma*-Allel verursacht wird, nicht das Mindeste zu tun hat (vgl. Abschnitt C 2). Der einzige Zusammenhang zwischen diesen beiden völlig verschiedenen Zeichnungsmustern besteht darin, daß sie bei Jungtieren additiv wirken und so besonders helle Juvenes entstehen lassen. Dagegen besteht keine Beziehung zum Geschlecht derart, daß *Ma*-♀♀ durchweg heller marmoriert sind als *Ma*-♂♂, wie man leicht feststellen kann, wenn man verschiedene Helligkeitsklassen der *Marmoratus*-Form auf ihr Geschlecht auszählt.

Außer diesen morphologischen Überlegungen sprechen aber auch noch Gründe genetischer Art gegen eine solche Annahme. Bestünde sie nämlich zu Recht, so würde das bedeuten, daß in den beiden Farbgruppen einer F_2 -Nachkommenschaft von *MaMa* × *mama* eine größere Anzahl von *mama*-♀♀ auf Grund einer „Aufhellungstendenz“ modifikativ den *Ma*-Habitus angenommen hätte und daß umgekehrt eine Anzahl von *Ma*-♂♂, gleichfalls auf Grund einer „Verdunkelungstendenz“, im Phänotypus *mama*-Tieren gleichkäme. Nun müßte einmal — soll das Mendelverhältnis nicht gestört erscheinen — eine solche gegensinnig verlaufende modifikative Abänderung der beiden Geschlechter in beiden Farbgruppen in einem bestimmten Verhältnis stehen. Schon hier ergeben sich schwer zu überbrückende Schwierigkeiten (ähnlich wie dies auch bei A_4 der Fall ist), da die ♂-Prozente der einzelnen Stämme in beiden Farbgruppen oft in einem sehr verschiedenen Verhältnis zueinander stehen.

Vor allem wäre aber selbstverständlich zu erwarten, daß die gleiche Erscheinung auch in Reinzuchten aufträte. Es müßten also in reinen *mama*-Zuchten ein bestimmter Prozentsatz von ♀♀ mit modifikativ bedingtem *Ma*-Habitus und ebenso in *MaMa*-Zuchten eine Anzahl ♂♂ mit *mama*-Habitus auftreten. Solche extrem modifizierten Typen kommen aber hier niemals vor, und man kann daraus mit Sicherheit folgern, daß auch die abweichenden Geschlechtsverhältnisse in Kreuzungsnachkommenschaften nicht auf diese Weise zustande kommen.

Damit sind aber zugleich alle Möglichkeiten, die gefundenen Tatsachen unter Beibehaltung der Annahme eines Heterochromosomenmechanismus zu erklären, erschöpft, und es besteht nur noch die in der Übersicht unter B aufgeführte Möglichkeit einer direkten Beeinflussung der Geschlechtsrealisation durch autosomale Gene.

Tabelle 15. Theoretische Geschlechtszahlen in der *Ma*- und *mama*-Gruppe einer F_2 -Aufspaltung bei verschiedenen willkürlich gewählten Hemmungsprozenten für die MY- und mX-Spermien gegenüber den mY- und MX-Spermien.

Relative Hemmung	<i>Ma</i>		<i>mama</i>	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
1:0,5	5	4	1	2
1:0,2	11	7	1	5
1:0,1	7	4	1	10
1:0,05	41	22	1	20

Zu B_1 und B_2 . Gegen die Annahme einer solchen direkten Geneinwirkung vermag ich in meinem Material keine stichhaltigen Argumente zu finden. Es stehen ganz im Gegenteil alle bisher festgestellten Tatsachen im besten Einvernehmen mit ihr, und sie entspricht daher zweifellos dem wahren Sachverhalt.

Allerdings besteht zunächst noch ein Unsicherheitsfaktor insofern, als aus dem Vorhergehenden nicht ohne weiteres gefolgert werden darf, daß die geschlechtsbeeinflussende Wirkung von dem Farballel selbst ausgeht. Es bleibt zunächst auch noch die Möglichkeit offen, daß diese Wirkung von einem mit ihm nur eng gekoppelten, aber nichtallelen Gen ausginge. Gegen eine solche Annahme spricht nun aber von vornherein die Tatsache, daß trotz zahlreicher Zuchten noch in keinem Falle ein Austausch beobachtet wurde. Es ist dies das gleiche Argument, das schon Kosswig (1939) in einem prinzipiell gleichgelagerten Fall ins Feld führt. Dieser Einwand ist indessen nicht restlos überzeugend, weil dadurch — vor allem bei den doch relativ geringen Nachkommenzahlen der Isopoden und Fische — eine absolute oder doch ungewöhnlich starke Koppelung nicht völlig ausgeschlossen werden kann.

Nun ergeben sich bei den Asseln aber noch einige weitere Gesichtspunkte zu dieser Frage, die die Entscheidung auf eine festere Basis stellen. Es läßt sich nämlich einmal feststellen, daß sich in den verschiedenen räumlich oft weit getrennten Populationen stets eine völlige Parallelität zwischen verweiblichender Wirkung und *Ma*-Allel, bzw. zwischen *ma*-Faktor und hohem ♂-Index ergab. Dabei hätte man erwarten dürfen, daß, wenn die geschlechtsbeeinflussende Wirkung nicht vom Farballel selbst ausginge, diese Parallelität wenigstens gelegentlich einmal durchbrochen wäre. Denn wenn auch die Koppelung so fest sein sollte, daß die Durchbrechung der Korrelation nicht auf dem Wege des Faktorenaustausches erfolgen kann, so darf man doch wohl voraussetzen, daß nicht alle *Ma*-Allele bzw. nicht alle hypothetischen, mit ihm gekoppelten, verweiblichenden Allele in den verschiedenen Populationen das Ergebnis eines einzigen Mutationsvorgangs sind. Wenn dies aber so ist, dann stünde auch mit größter Wahrscheinlichkeit zu erwarten, daß Mutationen des *ma*-Faktors und des hypothetischen gekoppelten Geschlechtsfaktors unabhängig voneinander erfolgten, und daß dementsprechend auch gelegentlich Populationen oder doch zumindest Individuen gefunden werden müßten, die ein Verhalten zeigen, das der Norm entgegengesetzt ist. Solche Tiere sind indessen bisher noch niemals nachgewiesen worden.

Noch instruktiver ist die Tatsache, daß zwei mit *Porcellio scaber* nicht allzu nah verwandten *Tracheoniscus*-Arten ein dem *Ma*-Faktor des *P. scaber* völlig entsprechendes Allel besitzen, das wiederum in beiden Fällen mit stark verweiblichender Wirkung korreliert ist. Selbst wenn man bereit ist, die wenig wahrscheinliche Vorstellung zu akzeptieren, daß alle *Ma*-Tiere des *Porcellio scaber* sich von einer einmaligen zufälligen Kombination zweier mutanter Allele — im *ma*-Locus und an demjenigen des hypothetischen Geschlechtsfaktors — herleiteten, so ist eine solche Annahme doch im Falle der zwei *Tracheoniscus*-Arten nicht gut möglich, da eine monophyletische Herkunft der *Marmoratus*- und der *Varius*-Formen ausgeschlossen erscheint.

Wir sind nach alledem also nicht nur berechtigt, sondern sogar verpflichtet, die in den *Ma*- bzw. *V*-Stämmen der untersuchten *Porcellio*- und *Tracheoniscus*-

Arten auftretenden aberranten Geschlechtsverhältnisse auf die direkte Einwirkung des *Ma*- bzw. *V*-Allels zurückzuführen.

2. Ähnliche Befunde an anderen Arten.

Nachdem die direkte Beeinflussung der Geschlechtsbestimmung von *Porcellio* und *Tracheoniscus* unter der Einwirkung autosomaler Allele dergestalt erwiesen ist, erscheint es naheliegend, sich nach weiteren Fällen umzusehen, in welchen ein ähnlicher Tatbestand festgestellt werden konnte. Eine solche Parallele ergibt sich nun in den Untersuchungen, die KOSWIG (1930, 1933 u. a.) und BREIDER (1936) an den Zahnkarpfen *Xiphophorus helleri* und *Platyopocilus maculatus* durchführten und in denen gleichfalls der Nachweis erbracht wurde, daß Farbfaktoren in die Geschlechtsrealisation einzugreifen vermögen. Trotz weitgehender Parallelität dieser Befunde ergeben sich aber auch einige Verschiedenheiten, die einen Vergleich der an beiden Objekten erzielten Ergebnisse zweckmäßig erscheinen lassen.

Bei den untersuchten Xiphophorinen liegen die Dinge folgendermaßen: Bei der Art *Platyopocilus maculatus* wurde eine Serie multipler Farballele (*Color*-Serie; vgl. BREIDER 1936) analysiert, die bei den in der ursprünglichen Form grauen Fischen die Ausbildung von schwarzem und rotem Pigment in verschiedener Intensität und Verteilung bedingten. Alle diese Farballele (bisher insgesamt 12) sind völlig dominant über die graue Wildform (co^+co^+). Der Genort dieser *Color*-Serie ist im Z-Chromosom dieser im weiblichen Geschlecht heterogameten Art gelegen, so daß die Farbtypen einen geschlechtsgebundenen Erbgang zeigen. Auf die Geschlechtsbestimmung des *P. maculatus* haben diese Gene keinen Einfluß; sie verläuft in der gewohnten Weise nach dem Homo-Heterogametie-Schema. Wird nun diese genotypisch-monofaktoriell¹ geschlechtsbestimmte Art mit dem polyfaktoriell determinierten *Xiphophorus* gekreuzt, so ergibt sich in den Bastardnachkommenschaften nicht nur eine sehr wesentliche Intensivierung der durch die *Co*-Allele verursachten Pigmentierung, sondern darüber hinaus auch bei all denjenigen Nachkommen, deren Geschlechtsbestimmung nicht, wie bei dem *Platyopocilus*-Elter, durch einen Heterochromosomenmechanismus kontrolliert wird, eine sehr deutliche Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses durch die Farballele. Dieser Einfluß äußert sich, genau wie bei den Asseln, bei den Fischen mit dominantem Farbfaktor in einer meist starken Verschiebung der ursprünglichen ♂-Häufigkeit (die für die einzelnen *Xiphophorus*-Stämme recht verschieden sein kann), während das Geschlechtsverhältnis der grauen Bastardfische ungefähr demjenigen der zur Kreuzung verwendeten *Xiphophorus*-Sippe entspricht. Dabei ergibt sich ein bemerkenswerter Unterschied bei den einzelnen Farballelen insofern, als deren geschlechtsbeeinflussende Wirksamkeit sich — je nachdem, welches der Allele verwendet wurde — in genau entgegengesetzter Weise manifestieren kann. So ergeben beispielsweise Tiere, die den Schwarzfaktor Co^N besitzen, einen stark erhöhten ♂-Index, während umgekehrt bei solchen, die mit dem Rotfärbung bedingten Allel Co^R versehen sind, die ♀♀ weitaus überwiegen.

¹ Das heißt mit monohybrid vererbtem Realisator des homogameten Geschlechts.

Die Übereinstimmungen, die zwischen diesen bei Zahnkarpfen erzielten Befunden und denjenigen bei Landasseln bestehen, liegen auf der Hand. In beiden Fällen wird die Geschlechtsrealisation durch dominante Farbballele beeinflusst; in beiden Fällen wirkt sich diese Beeinflussung in einer sehr deutlichen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses aus und in beiden Fällen handelt es sich um Organismen, deren Geschlechtsbestimmung offensichtlich auch normalerweise nicht durch einen XY-Mechanismus kontrolliert wird. Die bestehenden Unterschiede sind weniger ins Auge fallend, aber dennoch von nicht zu unterschätzender Bedeutung. Sie bestehen im wesentlichen darin, daß:

1. die wirksamen Allele bei *Platyopocilus* in einem der Gonosomen, bei den Asseln dagegen autosomal liegen;

2. die *Xiphophorini* protogyne Juvenilhermaphroditen sind; ein Gen mit weiblichender Wirkung muß sich also bei ihnen so auswirken, daß es einen hemmenden Einfluß auf normale Weiterdifferenzierung in männlicher Richtung ausübt; die geschlechtliche Differenzierung der hermaphroditen Asseln beginnt dagegen mit einer männlichen Phase, ist also protandrisch; ein Verhalten, das sich mit gewissen Vorbehalten auch auf die übrigen Arten übertragen läßt;

3. bei den Zahnkarpfen die geschlechtsbeeinflussende Wirkung der *Platyopocilus*-Allele¹ erst nach Einlagerung in das *Xiphophorus*-Erbgut erfolgt, bei den untersuchten Porcellioniden dagegen innerhalb der reinen Art.

Der Tatsache, daß die wirksamen Farbballele bei den Asseln autosomal liegen, kommt zweifellos eine besondere Bedeutung für das ganze Problem zu. Es ist nämlich schon gegen die Kosswigschen Befunde immer wieder der Einwand erhoben worden, daß es gar nicht das Farbballel selbst sei, das die geschlechtsmodifizierende Wirkung ausübt, sondern lediglich ein eng mit ihm gekoppeltes Gen, wobei man wohl — ausgesprochen oder unausgesprochen — an die Mutation eines der im Z-Chromosom vermuteten Geschlechtsrealisatoren dachte. Dieser Einwand konnte, obwohl vieles gegen ihn spricht, bei den Zahnkarpfen niemals vollständig entkräftet werden. Da nun aber bei den Porcellioniden ein *autosomales* Gen genau die gleiche Wirkung ausübt, ist hierdurch zumindestens die Annahme widerlegt, das veränderte Geschlechtsverhältnis der Farbgen Träger beruhe auf der Mutation eines mit ihm gekoppelten Geschlechtsrealisators. Da außerdem bei den Asseln mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit das Farbgen selbst als der Initiator der Geschlechtsbeeinflussung angesprochen werden kann, erscheint es nur natürlich, diese Anschauung auch auf die Zahnkarpfen zu übertragen.

Nicht minder wichtig erscheint die Feststellung, daß die geschlechtsbeeinflussende Wirkung des Farbgens bei den Asseln mehrfach innerhalb der reinen Arten nachweisbar ist. Konnte also im Falle der Zahnkarpfen immer noch angenommen werden, das aberrante Geschlechtsverhältnis der gefärbten Tiere beruhe auf einer in ihren Einzelheiten nicht zu kontrollierenden Inkongruenz wenigstens eines Teiles der in den Gattungsbastarden vereinigten verschiedenen Genome, so

¹ Wenn im Vorhergehenden gesagt wurde, daß alle Farbballele der Zahnkarpfen von *Platyopocilus* stammen, so stehen dem Angaben aus den Arbeiten Kosswigs und BREIDERS (1936) gegenüber, in denen verschiedentlich auch von Farbballelen des *X. helleri* die Rede ist; neuere Veröffentlichungen GORDONS machen es aber sehr wahrscheinlich, daß diese Faktoren durch Liebhaberkreuzungen in die *X. helleri*-Stämme eingeführt wurden.

scheidet eine solche Interpretation bei den Asseln natürlich von vornherein aus. Damit erhält die Annahme, daß die Kombination der beiden artfremden Genome für die beobachteten abweichenden Geschlechtsverhältnisse an sich bedeutungslos ist, und daß die Farbgene im *Platypoecilus* nur deshalb keinen Einfluß auf das Geschlecht entfalten, weil bei diesem ein starker Realisatormechanismus mit völliger Epistasie über die sexutrope Wirkung der Farbballele vorhanden ist, eine starke Stütze.

Die beobachtete weitgehende Parallelität zwischen dem Verhalten der Farbballele der Xiphophorinen und der Oniscoideen kann übrigens noch um einen weiteren Punkt vermehrt werden, der — obwohl zur Zeit noch durchaus hypothetisch — möglicherweise genphysiologische Aspekte eröffnet, und deswegen nicht verschwiegen werden soll. Diese mutmaßliche Übereinstimmung besteht in der Natur der durch die Farbballele erzeugten Pigmente, die in beiden Fällen nicht etwa, wie man zunächst vermuten sollte, Melanine sind. Die Asselpigmente gehören vielmehr, wie BECKER (1942) nachweisen konnte, der Ommochromgruppe an, und die durch die Color-Serie des *Platypoecilus* bedingten roten und schwarzen Farbstoffe zeigen — obwohl vorerst chemisch noch nicht näher definierbar — zumindest eine auffallende Ähnlichkeit mit den Pigmenten dieser Gruppe, worauf schon KOSSWIG (1945) und ERMIN (1946) hingewiesen haben. Vergleicht man das Verhalten der einzelnen Farbtypen miteinander, so kann man feststellen, daß sowohl bei den Zahnkarpfen wie bei den Asseln diejenigen Formen, die durch verstärkte Bildung schwarzen Pigments ausgezeichnet sind, sich durch hohe ♂-Indices auszeichnen, während umgekehrt Genotypen mit vorherrschenden roten oder gelblichen Ommochromen durch hohe ♀-Raten charakterisiert sind (vgl. Tabelle 16). Der einzige, nicht sehr bedeutungsvolle Unterschied zwischen Asseln und Zahnkarpfen besteht darin, daß bei den ersteren, wenn sie schwarzes und rotes bzw. gelbes Pigment nebeneinander besitzen, ♀-Häufigkeit konstatiert werden kann, während bei bestimmten Farbballelen des *Platypoecilus*, die gleichfalls die Ausbildung von schwarzem und rotem Pigment (*CoRsp*) bewirken, das Umgekehrte der Fall sein kann. Es erscheint hiernach nicht ausgeschlossen, daß ein durch die Farbballele gesteuerter physiologischer Vorgang, der darüber entscheidet, ob die rote bzw. gelbe oder die schwarze Komponente des Ommochroms gebildet wird, gleichzeitig maßgeblich in den Geschlechtsbestimmungsvorgang eingreift.

Auch beim Mais (EMERSON 1922) sind autosomale Mutanten bekanntgeworden, die maßgeblich in die Geschlechtsbestimmung eingreifen. Es sind Allele der Loci *barren-stalk*, *silkless* und *tassel-seed*, die teils durch Umwandlung des terminalen männlichen Blütenstandes in einen weiblichen, teils auf dem Wege der Sterilisation des seitlichen weiblichen Blütenstandes wirksam sind. Da nun bei dieser Pflanze mehrere derartige nichtallele Faktoren bekannt sind, die teils in männlicher, teils in weiblicher Richtung wirksam sind, lassen sich Stämme herstellen, die auf Grund des Zusammenwirkens zweier solcher Faktoren getrenntgeschlechtlich sind, wobei eines der beiden Chromosomenpaare, die die Loci dieser Faktoren tragen, zum Heterochromosomenpaar wird; es kann auf diesem Wege sowohl männliche wie weibliche Heterogametie erzielt werden. Dieser Fall ist ein besonders eindrucksvolles Beispiel dafür, wie sekundär ein solcher

Tabelle 16. Der Einfluß von Allelen der Color-Serie auf das Geschlechtsverhältnis von *Xiphophorus helleri* und dessen F_1 -Bastarden.

Farb-Allel	♀ ♀-Prozent-satz	Herkunft des Allels
<i>C+</i>	38,8	<i>helleri</i>
<i>CN</i>	14,8	<i>maculatus</i>
<i>CRSp</i>	29,2	<i>maculatus</i>
<i>CRSp</i>	?	<i>maculatus</i>
<i>CSp</i>	?	<i>maculatus</i>
<i>CFu</i>	?	<i>maculatus</i>
<i>CDr</i>	51,9	<i>maculatus</i>
<i>CR</i>	52,6	<i>maculatus</i>
<i>CO</i>	19,1	<i>variatus</i>
<i>CMo</i>	62,7	<i>helleri</i> ?
<i>CMo</i>	100,0	<i>helleri</i> ?
<i>CRb</i>	wechselnd	<i>helleri</i> ?
<i>CSu</i>	überwiegend	<i>helleri</i> ?

XY-Mechanismus erworben werden kann, und wie uneinheitlich die Erscheinung der Heterochromosomen, als Ganzes gesehen, ist.

Ein weiterer Fall, der sich mit diesen Ergebnissen gut in Parallele setzen läßt, wurde durch LEBEDEFF (1939) bei *Drosophila virilis* analysiert. Auch hier wird durch die rezessive Mutation eines autosomalen Gens (*ix*) das Geschlechtsverhältnis grundlegend verändert. Es besteht allerdings insofern ein wesentlicher Unterschied, als hier ein genotypisch geschlechtsbestimmter Organismus mit Heterochromosomenmechanismus vorliegt, bei welchem aus den XX-Tieren — die normalerweise ♀♀ sind — im Zusammenwirken mit der homozygoten *ixix*-Kombination sterile ♂♂ entstehen. Die Tatsache, daß hier wiederum ein autosomales Gen entscheidend in die Geschlechtsbestimmung eingreift, erscheint aber trotzdem sehr bemerkenswert, um so mehr, als es sich erfolgreich über die im X-Chromosom lokalisierten Realisatoren hinwegzusetzen vermag. Es erscheint allerdings nicht ganz ausgeschlossen, daß hier gerade eines jener *M*-Allele mutiert ist, die ja bei *Drosophila* über die Autosomen verteilt sind.

3. Allgemeine Folgerungen.

Als erster und wichtigster Punkt ist die Frage nach dem Geschlechtsbestimmungsmodus der untersuchten Asseln aufzuwerfen. Wie schon zuvor gezeigt, besteht keine Möglichkeit, die gegebenen Tatsachen mit einer nach dem Homo-Heterogametie-Schema verlaufenden Geschlechtsbestimmung zu vereinen, so daß mit Sicherheit angenommen werden darf, daß diese Arten keinen Heterochromosomenmechanismus besitzen. Hierdurch ist nun allerdings das Vorhandensein einer genotypischen Geschlechtsbestimmung im weiteren Sinne durchaus noch nicht widerlegt, da ja die Möglichkeit einer polyfaktoriell bedingten Geschlechtsbestimmung weiterhin gegeben bleibt. Es ist daher zu prüfen, ob sich an Hand unseres Materials entscheiden läßt, ob die Geschlechtsbestimmung der untersuchten Porcellioniden rein phänotypisch verläuft, oder ob dieselbe in ihrem Zustandekommen — wenigstens zum überwiegenden Teil — von einem System polyfaktorieller Gene abhängig ist, das aber über mehrere nichthomologe Chromosomen verteilt ist und daher auch nicht das klassische Rückkreuzungsschema der Geschlechtsvererbung der Formen mit einem Heterochromosomenmechanismus zeigen kann.

Hier muß vorausgeschickt werden, daß KOSSWIG (1930) und Mitarbeiter diese Frage bereits bei den Zahnkarpfen eingehend untersucht haben. Nachdem sie anfänglich der Annahme zuneigten, die Geschlechtsbestimmung dieser Tiere verlaufe rein phänotypisch, kamen sie später zu dem Ergebnis, daß das Geschlecht auch hier genotypisch realisiert wird, daß dies jedoch in polyfaktorieller Weise vor sich gehe; zu dieser gut begründeten Überzeugung kam KOSSWIG teils auf Grund des erblich verschiedenen Geschlechtsverhältnisses bestimmter *Xiphophorus*-Stämme, teils durch die Ergebnisse einer Reihe von Artkreuzungen (besonders mit dem schon mehrfach erwähnten *Plat. maculatus*), deren Für und Wider an dieser Stelle zu diskutieren, zu weit führen würde. Diese Annahme ist nun allerdings verschiedentlich heftig bestritten worden. Es steht jedoch einwandfrei fest, daß von *Xiphophorus* unterschiedliche Stämme gezüchtet werden können, die sehr verschiedene ♂-Indices besitzen. Diese Unterschiede werden vererbt, und zwar nicht monomer, sondern ausgesprochen polyfaktoriell. Außerdem

können auch bestimmte Faktoren, die ursprünglich nichts mit der Geschlechtsbestimmung zu tun haben, sekundär (d. h. nach Einkreuzung in *X. helleri*-Erbgut) einen bedeutenden Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung erlangen.

Bei den untersuchten Porcellioniden liegen die Dinge in vieler Hinsicht ganz ähnlich, wie dies bei den Zahnkarpfen der Fall ist. Auch hier lassen sich Stämme isolieren, die erblich sehr verschiedene ♂-Indices besitzen, und es lassen sich Faktoren nachweisen, die sekundär, aber in sehr eindrucksvoller Weise, in die Geschlechtsbestimmung eingreifen, wobei diese Gene hier auch noch autosomal gelegen sind. Diese Tatsachen legen die Annahme nahe, daß die Geschlechtsbestimmung auch bei diesen Organismen durch ein polyfaktorielles System kontrolliert wird¹.

Das Vorhandensein solcher polyfaktorieller autosomaler Faktoren mit geschlechtsbeeinflussender Wirkung wird nun auch von den Kritikern der Auffassung KOSSWIGS (u. a. GOLDSCHMIDT, HÄMMERLING, HARTMANN) durchaus nicht in Abrede gestellt; sie werden aber als Modifikatoren den eigentlichen Realisatorgenen scharf gegenübergestellt. Es wird also der unbestreitbare Einfluß autosomaler Gene auf die Geschlechtsbestimmung zwar anerkannt, gleichzeitig aber deren Bedeutung für das Gesamtproblem durch die Bezeichnung „Modifikatoren“ bagatellisiert. Nun versteht man unter dieser Bezeichnung im allgemeinen Gene, die die Manifestation eines gegebenen Grundallels in mehr oder weniger deutlicher Weise zu verändern vermögen, ohne dasselbe aber zumeist keinen sichtbaren Effekt hervorbringen; vielfach treten diese Modifikatoren als polyfaktorielles System auf, dessen exakte genetische Analyse dann nur selten gelingt.

Nun kann man natürlich einem solchen Fall, in welchem die Manifestation einer bestimmten Eigenschaft durch Zusammenwirken eines Grundgens mit einem Modifikatorensystem zustande kommt, strenggenommen nicht von einem monohybriden Erbgang sprechen. Wenn dies trotzdem oft genug geschieht, so doch nur aus dem sehr verständlichen Grunde, daß zumeist nur die Erblichkeitsverhältnisse des Grundgens zur Debatte stehen — also aus rein praktischen Erwägungen heraus — und nicht in Verkennung der tatsächlichen Gegebenheiten. Der Nachweis, daß autosomale Modifikationsgene bei der Geschlechtsrealisation in mehr oder weniger starkem Maße mitwirken, ist also schon deshalb als Nachweis polyfaktorieller Geschlechtsbestimmung zu werten, weil das Zusammenwirken eines Grundgens aus einem Modifikatorensystem, strenggenommen, nicht mehr als monomerer Erbgang angesehen werden kann.

Es kommt noch hinzu, daß viele dieser geschlechtsbeeinflussenden Gene (wie etwa der *Ma*- bzw. *V*-Faktor der Asseln, die *Co*-Allele bei *Xiphophorus*, das *ix*-Gen bei *Drosophila* und auch die verschiedenen geschlechtsbeeinflussenden Gene beim Mais) das Merkmal „Geschlechtsverhältnis“ derart grundlegend verändern, daß man nicht mehr gut von einer bloßen Modifikatorwirkung sprechen kann.

¹ In diesem Zusammenhang müssen auch die Ergebnisse genannt werden, die SCHWIER (1939) bei der Kreuzung der beiden *Macropodus*-Arten *opercularis* und *concolor* erzielte, und die — wenn sie auch keinen bündigen Beweis in dieser Richtung erbringen könnten — doch zumindest sehr leicht und gut mit Hilfe der Annahme einer polyfaktoriell bedingten Geschlechtsbestimmung verstanden werden können. In gleiche Richtung weisende Befunde liegen auch für botanische Objekte vor. So für F_2 -Kreuzungsnachkommenschaften der beiden *Vitis*-Arten *vinifera* und *rupestris* (BREIDER und SCHEU) und für *Cannabis sativa* (HOFFMANN).

Belegt man diese Gene trotzdem mit einer solchen Bezeichnung, dann kann man meines Erachtens mit dem gleichen Recht auch solche Merkmale wie die Augenfarbe bei *Drosophila* als monofaktoriell bedingt ansehen und alle etwa zum *white*-Locus nichtallelen Gene als bloße Modifikatoren desselben einordnen, eine Methode, die wohl nur sehr wenig Anhänger finden dürfte.

Es ist auch schwer einzusehen, weshalb gerade das Merkmal „Geschlecht“ niemals polyfaktoriell bedingt sein sollte, wenn man bedenkt, daß nahezu alle anderen Eigenschaften der Organismen sich als polygen bedingt herausgestellt haben. Bis zu einem gewissen Grade wird eine solche polyfaktorielle Bedingtheit ja auch schon von den Vertretern der klassischen Theorie zugestanden, wenn sie beispielsweise die Realisatoren des heterogameten Geschlechtes in die Autosomen verlegen. Auch die Tatsache, daß das X-Chromosom von *Drosophila* mit größter Wahrscheinlichkeit nicht einen einzigen, sondern mehrere nichtallele *F*-Realisatoren trägt, weist in diese Richtung. Es erscheint unter diesen Umständen meines Erachtens geradezu absurd, wollte man angesichts dieser unbestreitbaren Tatsachen nicht auch die Möglichkeit einer gelegentlich polyfaktoriellen Verteilung beider Realisatorenkomplexe in Erwägung ziehen.

Ebensowenig kann man aber *Xiphophorus* und die untersuchten Asseln als rein phänotypisch geschlechtsbestimmte Organismen bezeichnen. Außenfaktoren sind an der Geschlechtsrealisation dieser Tiere allerdings zweifellos beteiligt; ebensowenig kann aber der sehr tiefgreifende Einfluß von Genen geleugnet werden. Man wird daher den Tatsachen ohne Zweifel nur dann gerecht, wenn man beidem, dem Genom sowohl wie den Außenfaktoren, einen geschlechtsbestimmenden Einfluß zugesteht. Gegen eine solche Feststellung spricht weder der Nachweis von Umwelteinwirkungen noch der Hinweis auf den angeblich rein phänotypisch geschlechtsbestimmten *Dinophilus*, bei welchem gleichfalls Stämme mit erblich verschiedenen Geschlechtsverhältnissen festgestellt wurden; dieser letztgenannte Befund ist im Gegenteil nur geeignet zu demonstrieren, daß auch bei diesem phänotypisch geschlechtsbestimmten Organismus genische Faktoren eine Rolle in der Geschlechtsbestimmung spielen, und daß man daher richtiger von einer „vorwiegend phänotypischen“ als einer „rein phänotypischen“ Geschlechtsbestimmung sprechen sollte.

Es darf nach alledem mit großer Sicherheit gefolgert werden, daß das bei den untersuchten Organismen beobachtete Geschlechtsverhältnis durch das Zusammenwirken eines polyfaktoriellen Systems mit Umweltbedingungen zustande kommt, wobei von Fall zu Fall geprüft werden muß, welchem der beiden Agentien der Vorrang einzuräumen ist. Wenn jedoch bei diesem Prozeß — wie dies bei *Xiphophorus*, *Porcellio* und *Tracheoniscus* zweifellos der Fall ist — genische Einflüsse eindeutig die Oberhand besitzen, dann erscheint es meines Erachtens nur natürlich, von einer genotypischen, polyfaktoriell bedingten Geschlechtsbestimmung zu sprechen, da ja Umweltfaktoren auch sonst vielfach die Genwirkung modifizieren, ohne daß man deswegen an der genischen Bedingtheit des betreffenden Merkmals zweifelt.

Andere Folgerungen, die sich aus diesen Tatsachen ziehen lassen, sind für die Frage der Geschlechtsbestimmung von untergeordneter Bedeutung und sollen daher an dieser Stelle unberücksichtigt bleiben.

Auch die sich hieraus ergebenden, zum Teil recht interessanten, populations-genetischen Folgerungen sollen einer gesonderten Bearbeitung vorbehalten bleiben. Hier sei nur soviel gesagt, daß durch die Parallelität von Farbwirkung und Geschlechtsbeeinflussung die beiden Allele in den meisten Populationen auf eine bestimmte Durchschnittshäufigkeit abgestimmt werden, die sich aus dem jeweiligen Zustandekommen eines möglichst günstigen Geschlechtsverhältnisses ergibt. Dieser Gleichgewichtszustand wird dabei von Population zu Population Unterschiede zeigen, die um so stärker sein werden, je ausgeprägter die durch das Restgenom erzeugten Abweichungen des Geschlechtsverhältnisses sind, die ja durch entsprechend veränderte Häufigkeiten der *Ma*- und *ma*-Allele ausgeglichen werden können und müssen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Bei den Landisopoden *Porcellio scaber*, *Tracheoniscus rathkii* und *Tracheoniscus bosporanus* wurden Untersuchungen über die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes durchgeführt.

2. *P. scaber* besitzt ein dominantes, autosomales Farallel (*Ma*), das bei ungestörter Mendelspaltung einen starken Einfluß auf die Geschlechtsrealisation ausübt

3. Die ♀-Häufigkeit der *Ma*-Gruppe ist in Freilandpopulationen wie in Zuchten gegenüber derjenigen der normalen *mama*-Gruppe erheblich (um etwa 50%) heraufgesetzt; dieser Einfluß manifestiert sich unabhängig von der Homo- oder Heterozygotie des *Ma*-Allels.

4. Reine *mama*-Linien zeigen nur höchst selten ein ungefähres 1:1-Verhältnis der Geschlechter; im allgemeinen überwiegen in ihnen die ♂♂ sehr bedeutend. Im einzelnen kann der ♂-Index in denselben nach Herkunft und Auswahl der Eltern stark verschieden sein. Durch bewußte Auslese lassen sich ♂♂- und ♀♀-reiche Stämme herstellen.

5. Die geschlechtsbeeinflussende Wirkung des *Ma*-Allels ist additiv, d. h. der jeweilige ♂-Index einer *mama*-Linie wird durch sie um einen bestimmten, relativ wenig variablen Betrag abgesenkt.

6. Die verweiblichende Wirkung des *Ma*-Allels betrifft niemals alle *Ma*-Individuen einer Nachkommenschaft. Allem Anschein nach besteht ein unterer Schwellenwert, unter den die ♂-Indices durch die *Ma*-Wirkung nicht abgesenkt werden können. Es kann also dieses Allel keine wirkliche Monogenie erzeugen.

7. Bei den verwandten Arten *Trach. rathkii* und *bosporanus* kommt ein entsprechendes Allel vor, das sich in seiner morphologischen Ausprägung, seinem Erbgang und in seiner geschlechtsbeeinflussenden Wirkung prinzipiell genau so verhält wie das *Ma*-Allel von *P. scaber*. Es besteht begründeter Anlaß, diese 3 Farbfaktoren als homologe Gene zu betrachten.

8. Mit Hilfe geeigneter Kreuzungskombinationen läßt sich nachweisen, daß die beobachteten abweichenden Geschlechtsverhältnisse nicht das Ergebnis der sekundären Modifikation eines primären 1:1-Geschlechtsverhältnisses darstellen, sondern daß die geschlechtsbeeinflussende Wirkung von dem Farallel selbst ausgeht.

9. Es besteht keine Möglichkeit, die aberrante Geschlechtsbestimmung dieser Arten unter Zugrundelegung eines Heterochromosomenmechanismus zu erklären.

Ebensowenig ist dies auf der Grundlage einer rein oder überwiegend phänotypisch kontrollierten Geschlechtsbestimmung möglich. Die vorliegenden Ergebnisse stehen dagegen mit dem Vorhandensein einer polyfaktoriellen Geschlechtsbestimmung, deren *M*- und *F*-Realisatoren mehr oder weniger gleichmäßig über die Autosomen verteilt sind, in bester Übereinstimmung. Die Existenz einer solchen Geschlechtsbestimmung kann bei den untersuchten Arten als so gut wie erwiesen betrachtet werden.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden am Kaiser-Wilhelm-Institut für Rebenzüchtungsforschung in Müncheberg (Mark) bzw. dessen Nachfolge-Institut, dem Forschungsinstitut für Rebenzüchtung, Geilweilerhof, durchgeführt. Dem Direktor des Instituts, Herrn Professor Dr. B. HUSFELD, bin ich für die stete Unterstützung, mit der er mir die Weiterführung meiner Arbeiten auch unter den erschwerten Bedingungen der Kriegs- und Nachkriegsjahre ermöglichte, zu größtem Dank verpflichtet. Daneben gilt mein besonderer Dank meiner lieben Frau, deren unentwegten Mitarbeit bei der Pflege der Zuchten ich es verdanke, daß die Arbeiten auch während meiner fast 5jährigen kriegsbedingten Abwesenheit voll weitergeführt werden konnten, und die somit einen wesentlichen Anteil am Zustandekommen dieser Untersuchungen hat.

Literatur.

- ARCANGELI, A.: Ermafroditismo e partenogenesi negli Isopodi terrestri. *Monit. zool. ital.* **36**, 105 (1925). — BECKER, E.: Über Eigenschaften, Verbreitung und die genetisch-entwicklungsphysiologische Bedeutung der Ommatin- und Ommingruppe (Ommochrome) bei den Arthropoden. *Z. Vererbungslehre* **80**, 157 (1942). — BREIDER, H.: Geschlechtsbestimmung und -differenzierung bei *Limia nigrofasciata*, *caudofasciata*, *vittata* und deren Artbastarden. *Z. Vererbungslehre* **68**, 265 (1935). — Über die Außenfaktoren, die das Geschlechtsverhältnis bei *Xiphophorus helleri* kontrollieren sollen. *Z. Zool.* **146**, 383 (1935). — Genmanifestation und genotypisches Milieu. *Verh. dtsch. zool. Ges.* **1936**, 112. — Eine Allelenserie von Genen verschiedener Arten. *Z. Vererbungslehre* **72**, 80 (1936). — Juveniles und adultes Geschlechtsverhältnis bei *Xiphophorus helleri* HECKEL. *Z. Vererbungslehre* **73**, 471 (1937). — BREIDER, H., u. H. SCHEU: Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts innerhalb der Gattung *Vitis*. *Gartenbauwiss.* **11**, 627 (1938). — CAULLERY, M., et F. MESNIL: Sur l'*Hemioniscus balani* BUCHHOLZ, Epicaride parasite des Balanes. *Bull. Sci. France* **1900**, 316. — CORRENS, C.: Versuche, bei Pflanzen das Geschlechtsverhältnis zu verschieben. *Hereditas* (Lund.) **2**, 1 (1921). — Zweite Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. *Abh. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl.* **18**, 330 (1921). — Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei höheren Pflanzen. *Z. Vererbungslehre* **41**, 5 (1926). — EMERSON, R. A.: The present status of maize genetics. *Proc. VI. Int. Congr. Genet.* **1932**, 141. — ERMIN, R.: Über eine bislang unbekannte Farbsubstanz bei *Lepidogaster*. *C. r. Soc. Sci., phys. Nat.* **12**, 101 (1944/45). — GOLDSCHMIDT, R.: A critical review of some recent work in sex determination. I. Fishes. *Quart. Rev. Biol.* **12**, 426 (1937). — HÄMMERLING, J.: Eine Hypothese zum Homozygotie-Heterozygotie-Schema der Geschlechtsbestimmung. *Biol. Zbl.* **57**, 507 (1937). — Fortpflanzung und Sexualität. *Fortschr. Zool., N. F.* **2—8**, 469, 168 (1936, 1947). — HARTMANN, M.: Die Sexualität. Jena: Gustav Fischer 1943. — HOWARD, H. W.: The genetics of *Armadillidium vulgare* LATR. — II. Studies on the inheritance of monogeny and amphogeny. *J. Genet.* **44**, 143 (1942). — HOFFMANN, W.: Die Vererbung der Geschlechtsformen des Hanfes (*Cannabis sativa* L.). I. Züchter **17/18**, 257 (1947). — JACKSON, H. G.: Hermaphroditism in *Rhyscotus*, a terrestrial Isopod. *Quart. J. microsc. Sci.* **71**, 527 (1928). — JONES, D. F.: Unisexual maize plants and their bearing on sex differentiation in other plants and animals. *J. Genet.* **29**, 552 (1934). — KOSWIG, C.: Die Geschlechtsbestimmung bei den Bastarden von *Xiphophorus helleri* und *Platyopocilus maculatus* und deren Nachkommen. *Z. Vererbungslehre* **54**, 263 (1930). — Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen. II. *Biol. Zbl.* **53**, 152 (1933). — Die Geschlechtsbestimmungsanalyse bei Zahnkarpfen. *Z. Vererbungslehre* **67**, 200 (1934). — Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen. III. Farbfaktoren als relative Geschlechterrealisatoren. *Roux' Arch.* **128**, 393 (1933). — Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen.

VI. Über polyfaktorielle Geschlechtsbestimmung. Roux' Arch. **133**, 140 (1935). — Idiotypus und Geschlecht. Z. Vererbungslehre **70**, 376 (1936). — Über die veränderte Wirkung von Farbgenen in fremden Genotypen. Biol. generalis (Wien) **13**, 276 (1937). — Die Geschlechtsbestimmung in Kreuzungen zwischen *Xiphophorus* und *Platypoecilus*. Tatsachen und Deutungen, zugleich eine Erwiderung auf GOLDSCHMIDTS und HÄMMERLINGS Kritik. C. r. Fac. Sci. Univ. Istanbul **4**, 1 (1939). — Mitteilungen zum Geschlechtsbestimmungsproblem bei Zahnkarpfen. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, sér. B **6**, 1 (1941). — Über das Vorkommen eines wasserlöslichen roten Fischfarbstoffes. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, sér. B **9**, 2 (1945). — KNAPP, E.: Bemerkungen zur Geschlechtsbestimmungsfrage. Flora (Jena), N. F. **37**, 139 (1943). — Referat über: MAX HARTMANN, die Sexualität. Göttinger Gelehrt. Anz. **205**, 314 (1943). — DE LATTIN, G.: Untersuchungen über die Farbvariabilität der Isopoden. I. Über genotypische und modifikative Pigmentreduktion. Zool. Anz. **125**, 209 (1939). — Ein Farbgen als relativer Geschlechtsrealisator bei *Porcellio scaber* (Isopoda). Naturwiss. **36**, 89 (1949). — Farbgene und Geschlechtsbestimmung in der Gattung *Tracheoniscus* (Isop.). Verh. dtsh. zool. Ges. **1950**, 31. — LEBEDEFF, G. A.: A study of intersexuality in *Drosophila virilis*. Genetics **24**, 553 (1939). — LEGRAND, J. J., et A. VANDEL: Le développement postembryonnaire de la gonade chez les isopodes terrestres, normaux et intersexués. I. Evolution morphologique de la gonade. Bull. biol. France et Belg. **82**, 1 (1948). — MAINX, F.: Die Sexualität als Problem der Genetik. Jena: Gustav Fischer 1933. — MAYER, P.: Carcinologische Mitteilungen, 6. Mitt. zool. Stat. Neapel **1**, 165 (1879). — MONTALENTI, G.: Studi sull'ermafroditismo dei cimotoidi. I. *Emetha audouinii* (M. EDW.) e *Anilcera physodes* (L.). Pubbl. Staz. zool. Napoli **18**, 337 (1941). — REVERBI, S. e M. PITTOTI: Il ciclo biologico a la determinazione fenotipica del sesso die *Jone thoracica* NONTAGU, bopiride parasita die *Calianassa laticauda* OTTO. Pubbl. Staz. zool. Napoli **19**, 291 (1942). — RUST, W.: Genetische Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmungstypen bei Zahnkarpfen unter besonderer Berücksichtigung von Rückkreuzungen mit *Platypoecilus variatus*. Z. Vererbungslehre **79**, 336 (1941). — SCHWIER, H.: Geschlechtsbestimmung und -differenzierung bei *Macropodus opercularis*, *concolor*, *chinensis* und deren Artbastarden. Z. Vererbungslehre **77**, 291 (1939). — SEILER, J.: Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. I—III. Arch. Zellforschg **15**, 547 (1920). — SEXTON, E. W., and J. S. HUXLEY: Intersexes in *Gammarus chevreuxi* and related forms. J. Mar. biol. An. Plymouth **12**, 506 (1919—1922). — VANDEL, A.: Gigantisme et Triploidie chez l'Isopode *Trichoniscus* (*Spiloniscus*) *provisorius* RACOVITZA. C. r. Soc. Biol. Paris **47**, 106 (1927). — Le mode de répartition des sexes chez *Trichoniscus* (*Spiloniscus*) *provisorius*. II. Femelles deutérogènes et femelles monogènes. C. r. Acad. Sci. Paris **203**, 825 (1936). — Le mode de répartition des sexes chez *Trichoniscus* (*Spiloniscus*) *provisorius*. L'hérédité de la monogénie. C. r. Acad. Sci. Paris **203**, 1188 (1936). — Recherches sur la sexualité des Isopodes. III. Le déterminisme du sexe et de la monogénie chez *Trichoniscus* (*Spiloniscus*) *provisorius*. Bull. biol. France et Belg. **72**, 147 (1938). — Recherches sur la génétique et la sexualité des Isopodes. VI. Les phénomènes de monogénie chez les Oniscoïdes. Bull. biol. France et Belg. **75**, 316 (1941). — Recherches sur la génétique et la sexualité des Isopodes terrestres. IX. Recherches de génétique sur quelques Oniscoïdes. Bull. biol. France et Belg. **79**, 2 (1945). — Recherches sur la génétique et la sexualité des Isopodes terrestres. X. Etude des garnitures chromosomiques de quelques espèces d'Isopodes marins dulcaquicoles et terrestres. Bull. biol. France et Belg. **81**, 154 (1947). — WINGE, Ö.: The experimental alternation of sex chromosomes into autosomes and vice versa as illustrated by *Lebistes*. C. r. Trav. Labor. Carlsberg, sér. phys. **21**, 1 (1934). — WITSCHI, E.: Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren. In Handbuch der Vererbungswiss., Bd. 2. Berlin: Gebrüder Bornträger 1929.

DR. GUSTAF DE LATTIN, (22c) Geilweilerhof bei Landau/Pfalz,
Forschungsinstitut für Rebenzüchtung, Abteilung für Genetik.

Institute of Zoology and Comparative Anatomy, University of Zürich.
A COMPARATIVE STUDY OF THE OXYGEN CONSUMPTION
IN THE THREE LETHAL MUTANTS "*ltr*", "*lgl*", AND "*lme*"
OF *DROSOPHILA MELANOGASTER*.

By
PEI SHEN CHEN.

With 9 Figures.

(Eingegangen am 29. März 1951.)

Content.	Page
Introduction and review of literature	38
Materials and methods	42
Experimental results	44
I. " <i>Lethal translucida</i> "	44
1. Developmental history	44
2. The oxygen consumption of larvae	46
3. The oxygen consumption of pupae	50
II. " <i>Lethal giant larvae</i> "	54
1. Developmental history	54
2. The oxygen consumption of the <i>lgl/lgl</i> larvae	55
a) The body weight	56
b) The oxygen consumption per larva per hour	56
c) The oxygen consumption per mgm. dry weight per hour	56
d) The sexual difference	57
3. The oxygen consumption of the <i>lgl/lgl</i> " <i>pseudo-pupae</i> "	57
a) The body weight	57
b) The oxygen consumption per " <i>pseudo-pupa</i> " per hour	57
c) The oxygen consumption per mgm. dry weight per hour	58
d) The sexual difference	58
III. " <i>Lethal meander</i> "	58
1. Developmental history	58
2. The oxygen consumption of the <i>lme/lme</i> larvae	59
a) The dry weight	59
b) The oxygen consumption per individual per hour	60
c) The oxygen consumption per mgm. dry weight per hour	60
d) The sexual difference	61
Discussion	61
Summary	68
References	69

Introduction and review of literature¹.

The fact that a single gene mutation gives rise to wide-spread effects upon the individual concerned is well-known in genetics. Causes of not only morphological abnormalities but also physiological disturbances in many life-essential systems

¹ I wish to take this opportunity to express my sincere thanks to Prof. E. HADORN for suggesting this problem, and his continuous direction throughout the progress of the present study. The author is also deeply obliged to Dr. H. GLOOR for his valuable criticism and help in the preparation of the manuscript. Thanks are also due to my colleagues Mr. E. INHELDER for discussion of the experimental method and Mr. K. ZWICKY concerning the statistical part.

can often be traced back to the same mutant gene. The result of the latter is that either the normal development of the individual is severely interfered with, or in extreme cases, as in lethal mutants, death results. As a matter of fact the very often observed morphological abnormalities of a mutant are largely but consequences of interference or blockade in any one of the physiological processes during the course of development. Therefore in addition to the large variety of morphological and genetical investigations carried out on the fruit-fly, *Drosophila*, studies of this insect from the physiological point of view have especially aroused the deep interest of many geneticists. Observations concerning the respiratory metabolism at different developmental stages of both wild and some genetically abnormal types have been reported by various investigators.

BODINE and ORR (1925) studied the oxygen consumption and the carbon dioxide production of the wild and the *vestigial* types of *Drosophila melanogaster* and found that both followed definite U-shaped curves during the pupal development. There was a decrease of both values on the second day of pupal life and again a steady increase until shortly before hatching. However, between the two types the rates of oxygen consumption were reported to be higher for the wild type during the early pupal development, and the opposite was true at later stages. Concerning the body weight, the two authors found that there was a gradual decrease in both types throughout the pupal period, and that the *vestigials* always maintained a higher value. According to their experimental results no sexual difference was observed.

ORR (1925) further showed that the relation between temperature and oxygen consumption in wild type pupae followed the ARRHENIUS equation. Values of critical thermal increments for a definite temperature remained the same at all pupal stages. CLARE (1925) investigated the effect of in-breeding on the rates of oxygen consumption of *Drosophila* pupae. No difference between inbred and non-inbred strains was observed by him. As to sexual difference, his results turned out to be also negative. NORTHROP (1926) studied the carbon dioxide production of sterile *Drosophila* cultures. He described that there was an increase of carbon dioxide production in the larval period, followed by a decrease in the pupal stage. For the adult flies the values remained constant at all ages observed. With regard to the total amount of carbon dioxide production, he reported that the values were greater at lower than at higher temperatures, and also greater in light than in dark.

EDDY (1931) reported, according to his study on the recovery from immersion in water, that the adult females showed a higher rate of metabolism than the males. GOWEN (1931) determined the rate of carbon dioxide production of four groups of *Drosophila* differing in their chromosome constitutions; females, males, triploid females, and intersexual types with two X-chromosomes and three sets of autosomes. He referred to the first and the third as balanced types, and the second and fourth as unbalanced types. The results of his experiment indicated that the balanced types had a much lower rate of carbon dioxide production than the unbalanced. He therefore drew the conclusion that the balance of chromosome constitution was essential in controlling the metabolic rate of the animal. Finally he also mentioned that no direct relation between the cell size and the metabolic rate was observed.

KUCERA (1934) studied the sexual differences between the metabolic rates of female and male *Drosophila* imagines, and found that the females on the average had higher values than the males in regard to the amount of oxygen consumed per individual as well as per unit body weight. The latter amounted to a difference of 0.000588 mg. oxygen per mg. body weight per hour. POULSON (1935) measured the oxygen consumption and carbon dioxide production throughout the pupal life of the wild type with special reference to sexual difference. His results showed that during the first half of the pupal life the males had definitely higher rates of oxygen uptake and carbon dioxide output than the females. Later the values were about equal in both sexes, until finally the females exceeded the males. As to total oxygen consumption and carbon dioxide production the males had in both cases greater values than the females. DOBZHANSKY and POULSON (1935) further investigated the rates of oxygen consumption of five strains belonging to the species of *Drosophila pseudoobscura* during their pupal development. In parallel to measurements of oxygen consumption they also observed the morphogenic development during the pupal period, and found that the process of tissue destruction started before their metabolic rates dropped to the minimum and the differentiation of the imaginal organs was completed before the rates reached the maximum. In their study on the temperature effect upon oxygen consumption, both the maximum and minimum values appeared to be lower at a lower temperature. The total oxygen consumption remained about the same at the temperatures observed although at 25° C. the values were relatively lower for strains found in warmer regions. Their experiment further showed that the male pupae had a higher rate of oxygen consumption than the female.

KALMUS (1937) studied the influence of oxygen tension upon the duration of pupal life in *Drosophila*. He concluded that at room temperature and under ordinary atmospheric pressure, a minimum oxygen tension of 2-3% was necessary for normal pupal development, although it was most likely that in the complete absence of oxygen a limited development process could still carry on. He further reported that the duration of pupal life could be mathematically treated as a function of oxygen tension and under the control of the rate of oxygen diffusion.

ORR (1937) compared the rates of respiratory metabolism of the wild type with the mutant, *vestigial*. For both wilds and *vestigials*, under starvation conditions, the adult flies showed a rapid drop of metabolic rates shortly after hatching and then came to rather constant values. In his comparative study on the oxygen consumption of these two types and their hybrids, the following sequence held true: *vestigial* > wild > hybrid. Furthermore, in all these three strains, he was able to demonstrate that there was a distinct difference of the metabolic rates between the two sexes, the values being higher in females than in males.

WOLSKY (1938), from his experiment on the effect of carbon monoxide on the oxygen consumption of *Drosophila* pupae, reported that according to the concentration of carbon monoxide, the rates of oxygen uptake could be reduced to a certain extent. The respiratory mechanism during the pupal development was interpreted as a saturated oxidizing enzyme system, since the equation of WARBURG, $\frac{n}{n+1} - n \cdot \text{CO}_2/\text{O}_2 = K$, was proved to be fully applicable in the cases studied by him. This carbon monoxide effect was reversible as shown by artificial illumination. CSIK and WOLSKY (1939) studied the rates of oxygen consumption of the

pupae of wild type and the mutants, "*miniature*" and "*sc cv v f*." The results of their measurements showed that the amount of oxygen consumed per unit time per individual was greater in wilds than in both mutants. However if the values were considered per unit dry weight, the difference between wilds and *miniatures* remained in favour of the former while that between wilds and "*sc cv v f*" mutants disappeared. The two authors therefore concluded that the smaller rate of oxygen consumption of the *miniature* was caused by lowering of the intensity of cell respiration while that of mutant "*sc cv v f*" was simply due to a smaller quantity of respiratory substances in the body. CSIK (1939) investigated the effect on oxygen consumption after combining certain mutant genes. As reported by him, the effect of such a combination was neither additive nor intermediate, but followed the lowest one among the combined genes. In a separate paper, the same author also described the simultaneous effect of delaying in pigment formation and the lowering of oxygen consumption of the pale gene in *Drosophila pseudoobscura*. In order to explain changes of the respiratory metabolism during the pupal development, experiments were further carried out by WOLSKY (1941) demonstrating the parallel quantitative changes in the substrate-dehydrogenase system in *Drosophila* pupae.

RUDDIN (1939), in his experiment on the mechanism of v^+ hormone production, demonstrated that in *Drosophila* larvae there was a close relationship between the metabolic rate and the composition of diet. For larvae aged 74, 95, and 97 h., the average value of oxygen uptake was found to be 4.76 and that of carbon dioxide output 3.76 mm³. per mg. fresh weight per hour when grown up on standard culture medium.

By the use of CARTESIAN diver ultra-micromanometer BOELL and POULSON (1939) were able to study the respiration of a single *Drosophila* egg. They found the average value of the rate of oxygen consumption of a normal fertilized wild-type egg to be 0.026 mm³. per egg per hour. This was also true for eggs of the XXY or XXX type. However eggs of the YY type showed a distinct drop in metabolic rate shortly after the beginning of embryogenesis, and further development was no more possible.

More recently ELLENBY (1937, 1938, 1945, 1946) studied the rates of oxygen consumption of the following genotypes of *Drosophila melanogaster*; wild female and male, *vestigial* female and male, and hybrid male. According to his results, differences based on oxygen consumed per unit body weight per hour between the two sexes of one genotype and those between wilds and vestigials all disappeared when the data were calculated on basis of unit body surface. He therefore insisted that the cause of such differences was chiefly due to differences in body size.

The primary purpose of the present experiment is to analyze the respiratory metabolism of the three lethal genotypes of *Drosophila melanogaster*, "*translucida*" (*ltr*), "*lethal giant larvae*" (*lgl*), and "*meander*" (*lme*). These mutants have been either found or thoroughly analyzed by HADORN (1948) and his collaborators in the last several years. Nevertheless in view of the fact that: firstly, experimental conditions were not exactly the same in the hands of various investigators; secondly, most of the experiments dealt with the pupal stage only, while data concerning the larval development are very scanty; and thirdly the

method of measuring oxygen consumption in the present study differs from those employed by previous workers, it seemed to be desirable, in addition to the lethals, to make again a thorough study of the metabolic rates of the controls during both larval and pupal stages. The above survey of literature has also pointed out that factors such as developmental age, feeding condition, temperature, atmospheric condition, body size, and sex as well as genetic constitution may influence the rates of oxygen consumption to a great extent. All of these therefore have been kept in mind in the course of performing the present experiment.

Materials and methods.

Materials used in the following experiments consisted of three lethal mutants of *Drosophila melanogaster*; "lethal translucida" (symbol *ltr*; $3-20.7 \pm 0.8$), "lethal giant larvae" (symbol *lgl*; $2-0 \pm$), and "lethal meander" (symbol *lme*; $2-71 \pm$ or $73 \pm$). The first and third mutants were found by HADORN (1940, 1943), and the second one, which has been long and extensively studied in this Institute, was found and located by BRIDGES (ref. HADORN 1937). The lethal factors of all these three mutants are carried in a balanced system, the *lgl* and *lme* factors over *Cy* [*In* (2 L, 2 R) *Curly*, homozygous lethal] and the *ltr* over *In* (Inversion unknown, homozygous lethal), so that in breeding only two genotypes of offspring, the lethal homozygotes and the viable heterozygotes, with a theoretical ratio of 1:2 are found in cultures. The $+/ltr$ heterozygotes of "lethal translucida" served as normal controls for all experiments. This genotype is very vigorous and has been shown by HADORN (1949) to have a normal developmental time. While here a general statement concerning the preparation of larvae and pupae of known ages and the method of measuring the oxygen consumption is provided, a detailed description of the morphogenic development and the accordingly modified culture method characteristic for each mutant type will be given in the next section (p. 44) where the experimental results are presented.

All stocks were cultured in glass bottles of about 200 cc. volume, fed regularly with fresh standard corn meal-sugar-agar-yeast food, and kept in an incubator at $25 \pm 0.5^\circ \text{C}$. For collecting eggs, 30 to 40 pairs of flies aged about 4-8 days after hatching from pupae were brought to a cleanly sterilized culture bottle and supplied with a small piece of food heavily seeded with fresh yeast the day before. After two hours this piece of food was carefully taken out, transferred to another clean empty bottle, and kept in a thermostat at a controlled temperature of $25 \pm 0.5^\circ \text{C}$. Since the development of fertilized eggs may have started even before they are laid by the female flies, further control was carried out by determining the duration of embryonic development of each mutant. This was found to be about $20\frac{1}{2}$ h. for all three types. Therefore 100 to 150 eggs, which had been collected within the above time interval, were transferred to a culture dish at about 18 h. after oviposition. The larvae already hatched were removed and only those larvae which hatched within the next 4 h. were retained in the dish and later used for measurements of oxygen consumption. The culture dishes had a diameter of about 12 cm. and contained on the average 80 to 100 cc. of standard food seeded with an excess of fresh yeast for at least over-night. The age of larvae prepared in this way was given as ± 1 h. after oviposition.

For collecting pupae of definite ages the procedures mentioned above are not accurate enough, since larvae of even the same age may not pupate at the same time. The culture dish was therefore inspected at an interval of 1 h. when the larvae were approaching the time of pupation. Each individual, after its sex being identified according to the method of KERKIS (1931), was marked down right after the beginning of pupation, transferred on a small piece of filter paper after being washed several times in distilled water, and cultured further in the same dish at the same temperature. The age of so selected pupae was given as $\pm \frac{1}{2}$ h. after pupation.

In order to observe the difference in the rates of oxygen consumption among different lethal mutants, the necessity of employing a sufficiently sensitive respirometer is self-evident. In experiments dealing with the respiratory metabolism of *Drosophila*, the manometer of KROGH modified by BODINE and ORR (BODINE and ORR 1925; ORR 1925, 1927; CLARE 1925)

and the respirometer of WARBURG (POULSON 1935; WOLSKY 1938, 1941; CSIK and WOLSKY 1939) have been often employed. Owing to the small size of this animal all these measurements had to be done in groups, and the observed value was then divided by the number of individuals contained in the group. As pointed out by ELLENBY (1946), certain complicating factors are involved in performing the measurements in groups, and affect especially the accuracy and correctness of the results for experiments dealing with comparative studies. In studying the oxygen uptake of individual prepupae, he described a modified micro-respirometer of GERARD and HARTLINE (1934), which was originally designed for their study on the respiration of nerve.

In the present experiment, since individuals like the partially metamorphosed and non-metamorphosed *ltr/ltr* homozygous pupae of "*lethal translucida*" could not be distinguished at younger stages and had to be cultured further after the respiratory measurement, a capillary respirometer, constructed also according to the principle of GERARD and HARTLINE, was therefore used. It has been first applied by WANNER (1944) for his investigation on the respiratory intensity in roots and again improved in the present study so as to allow the measuring of oxygen consumption of a single *Drosophila* larva or pupa.

The apparatus consisted of a capillary about 5 cm. long with an internal diameter of 0.35 to 0.55 mm. (Fig. 1). The selection of capillaries was performed as follows: A capillary was cut to the desired length and inserted into a hole at the middle of a piece of cork, which was then placed on the stage of a microscope so that the capillary lay parallel to the axis of the latter. The internal diameters of both ends of the capillary were measured with an ocular micrometer. Only those capillaries, whose both ends had the same value in diameter and showed no deviation in circular shape, were selected for respiratory studies. In this way capillaries of strictly even bore could be controlled.

The thus selected capillary was then jointed to a specially made container about 0.1 cc. in volume, as shown in the diagram, by means of vaseline. This could be done easily by melting the applied vaseline with a hot needle. A little bit of clean sterile cotton was then inserted into the container at the end joining the capillary in order to prevent the larva from crawling into vaseline. After introducing the animal to be observed into the container, the open end of the latter again was stoppered with some cotton, and finally sealed carefully with vaseline. The use of cotton at both ends of the container not only prevented the larvae from coming into contact with vaseline, but also, as found by my experience, served as a valuable means in reducing the movements of the animal to a minimum. For very young larvae, the use of a container was found to be unnecessary and the animal could be introduced directly into the capillary. The experimental results of my colleague Mr. E. INHELDER (unpublished) showed that in this way, the method was even sensitive enough to measure the oxygen consumption of a single *Drosophila* egg.

In order to suck the absorption liquid (20% NaOH) into the capillary the so prepared container was dipped into slightly warmed water for 3 to 5 sec. The open end of the capillary

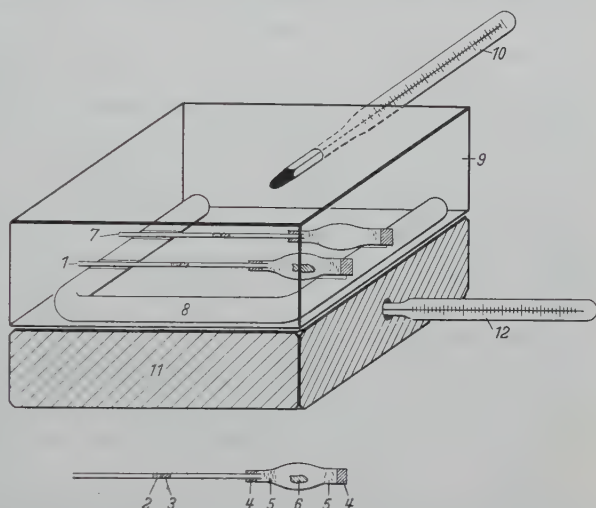


Fig. 1.—Micro-respirometer for measurements of oxygen consumption. 1 Observation capillary, for further explanations (2-6) repeated below main figure; 2 paraffin oil; 3 index drop (20% NaOH solution); 4 vaseline; 5 cotton; 6 container with animal to be observed; 7 control capillary; 8 U-shaped glass rod; 9 water bath; 10 water bath thermometer; 11 stage thermostat; 12 thermostat thermometer.

was then quickly dipped into the NaOH solution, and again immediately into liquid paraffin, so as to avoid any air bubbles between these two.

The thus finished capillary-container preparation was mounted firmly on a paraffin-coated u-shaped glass rod, and immersed into a water bath about $7.1 \times 7.4 \times 2.6$ cm. in size. At one side of the latter a thermometer was attached for recording the temperature at each measurement. The water bath was covered with a glass plate in such a way that a narrow slit was left, so that the interior of the bath remained in connection with outside air, and then heated with a stage thermostat whose temperature could be controlled within 0.1° C. The moving of the index drop (NaOH solution) in the capillary was observed microscopically with an adequate enlargement.

During each measurement a control capillary without object in the container was run exactly in the same way in order to allow the correction of temperature variation or any other complications which might occur within the observed period. The sizes of the two capillaries and the volumes of the two containers should be about the same. A blank experiment showed that within an interval of about 2 h. changes of volumes in both capillaries due to a temperature variation from 24.9 to 25.0° C. amounted to a difference of only 0.006 mm³.

The actual procedure of measuring the oxygen consumption was carried out as follows: A larva or pupa of definite age was selected from the culture dish and washed carefully with a small hair brush several times in distilled water warmed to 25° C. In the case of pupa, the individual was further sterilized with 80% alcohol for 2 to 3 min. and again rinsed with distilled water. After this, the animal was dried by rolling carefully on a piece of clean sterile filter paper and introduced into the container with the aid of a fine needle as described above. Before the beginning of taking readings, it was necessary to wait for about 15 to 30 min. until the water bath had come to an equilibrium. This could be controlled much more efficiently if the experiment was performed in a room of rather constant temperature. The position of the index drop (absorption solution) was recorded every 5 min. for a period of 1 h. In a carefully prepared capillary the shift of the index drop was found to be proportional to the time interval between successive readings. All measurements were performed at a temperature of $25 \pm 0.1^\circ$ C.

After 1 h. of observation the animal was taken out from the container, transferred on a piece of tin foil into a small vial, and dried in a thermostat at 105° C. for at least 6 h. At the end of this period its dry weight value usually became constant. The weighing was carried out by means of a micro-balance with an accuracy of 0.01 mg. For very young larvae the determinations had to be done in groups, and will be referred to in the next section (p. 46) where the weighing results are presented.

Our oxygen data have not been reduced to standard condition, i.e. reduction to 0° C. and 760 mm. Hg. The rates of oxygen consumption are expressed in terms of cubic millimeter per hour, and both per individual and per milligram dry weight.

Experimental results.

I. "*Lethal translucida*" (*ltr*; $3-20.7 \pm 0.8$; HADORN 1948, 1949; GLOOR 1949; ROSIN 1949).

1. Developmental history.

This mutant was isolated by HADORN from a "*lethal giant larvae*" stock (*lgl cn bw/Cy*) in 1940 and cultured with a heterozygous combination method in the present experiments. The "*ltr*" lethal factor was balanced over an *Inversion*, which has likewise a lethal effect in homozygous condition. In such a balanced system, i.e. *ltr/In*, the *ltr/In* heterozygote is the only viable genotype among the offspring since both the *In/In* and *ltr/ltr* homozygotes die in embryonic and pupal stages respectively. The ratio of viable heterozygotes to *ltr/ltr* lethals during both larval and pupal periods is theoretically 2:1.

At about 10 h. after hatching the normal and lethal larvae are already morphologically distinguishable. The latter, owing to an excess of haemolymph and

reduction of the fat body, are relatively sluggish in movement and more transparent in appearance. With further development such a difference becomes gradually more pronounced, so that at the third larval instar the *ltr/ltr* homozygotes show an enormous accumulation of body fluid and far exceed their normal sisters and brothers in size. Furthermore, these two genotypes, as reported by HADORN (1948, 1949), differ also greatly in the development of many internal organs. The salivary glands, ovaries, and testes of the *ltr/ltr* homozygotes were found to be distinctly smaller than those of the normals. The recent work of GLOOR (1949) showed that the haemolymph of these lethal individuals has an apparently lower protein concentration. This was also found to be true for their chloride contents (GLOOR and CHEN, unpublished). In spite of all these abnormalities the *ltr/ltr* homozygotes can, nevertheless, go through all three larval stages without much difficulty and proceed further to pupate.

According to the report of HADORN (1949) and my own observation, the pupation process of the *ltr/ltr* lethals takes place at least 24 h. later than that of the normals at a temperature of 25° C. Shortly after the inauguration of their pupal life, processes like the eversion of anterior spiracles, flattening of the anterior-dorsal body surface, and the coloration of puparium all appear to be quite normal. However, because of the heavy accumulation of haemolymph within the puparium, such a pupa becomes very much bloated, and the pupal body, being unproportionally small, looks as if freely suspended within the large space of pupal case.

The further developmental history of these lethal pupae can be briefly stated as follows: Nearly all of them can undergo a limited metamorphosis. As has been observed by myself, around 20 to 40 h. after the formation of puparium, head, thorax, and abdomen become more or less differentiated, and such imaginal structures like wings and legs also gradually appear. Hereafter, some of the lethals remain in the early pupal stage and further development seems to be impossible while other individuals can undergo a more complete metamorphosis in head and thorax. In the latter case the two eyes always become deeply red in color, head and thorax covered with bristles, and the wings and legs acquire all imaginal structures. The abdominal region, however, rarely becomes differentiated (SOBELS, unpublished) and usually remains in an early pupal condition. In this place it should be mentioned that in some individuals the pupal body may become equally bloated, and therefore occupies almost the entire space within the puparium. There are individuals whose two eyes, which become colored as well, seem to be located in the thoracic region; a phenomenon similar to the "cre" case reported by HADORN and GLOOR (1943) and GLOOR (1945). Another point which deserves to be mentioned here is that in these lethals all metamorphic changes are usually

Table 1.—A comparison of the time of morphogenetic development during pupal life of the *ltr/ltr* lethals and the *ltr/In* controls. Time account from formation of puparium.

Main morphogenetic processes (at 25° C.)	Average time	
	Controls (<i>ltr/In</i>) (n = 12)	Lethals (<i>ltr/ltr</i>) (n = 24)
	h.	h.
Pupation	12	20–40
Beginning of pigmentation in eyes	50	60–80
Bristles and hairs becoming dark brown in color . .	75	ca. 90

much delayed in comparison with the developmental rate of normals. This can be readily seen from the results of a brief study on the morphogenetic processes during the pupal life of the two genotypes (Table 1). The percentage of lethal pupae which are able to undergo a fairly complete metamorphosis is extremely variable. According to HADORN (1949) this is largely influenced by culture conditions. Those individuals which remain in the prepupal stage or pupal stage without reaching fully imaginal features will be named hereafter as non-metamorphosed types, while those which undergo a limited metamorphosis in head and thoracic regions as partially metamorphosed types.

2. The oxygen consumption of larvae.

Serving as controls, the oxygen consumption of the *ltr/In* heterozygous larvae aged 30, 48, 72, and 96 h. counted from oviposition was measured. For the *ltr/ltr* homozygotes, in addition to the above mentioned 4 stages, individuals aged 120 h. were also studied, owing to the fact that in this genotype, as mentioned previously, the process of puparium formation usually delays for 24 h. The reason of choosing larvae aged 30 h. as the youngest stage for comparison was because, according to my experience, this is the earliest stage at which the two genotypes can be readily distinguished. Since identification of the sex of larvae at this stage is very difficult, this point was not considered in studying their oxygen consumption. Preliminary observations showed that the *ltr/In* heterozygotes were fully viable and perfectly normal in all respects. It was therefore considered to be quite justifiable to use them as controls. They served likewise as a basis for comparison during the study of the other two lethal mutants.

As a rule the dry weight of each individual was determined after its oxygen uptake was measured. The rates of oxygen consumption are expressed in terms of cu.mm. per hour and both per individual and per mgm. dry weight. However, on account of the sensitivity limit of the balance, larvae aged 30 and 48 h. had to be weighed in lots of 10-40 and 2-20 individuals respectively. In such cases the average rate of oxygen consumption from a group of larvae of equal ages was calculated and then divided by the weight values as obtained above.

Table 2.—Average Dry Weights and Rates of Oxygen Consumption for *ltr/In* Controls During Larval Development at 25° C.

Age in h. after oviposition	Sex	Dry weight per larva in mg.		O ₂ -consumption in cu.mm. per larva per h.		O ₂ -consumption in cu.mm. per mg. per h.	
		n	M. ± S.E.	n	M ± S.E.	n	M ± S.E.
30	♀ and ♂	10	0.0047 ± 0.0002	10	0.151 ± 0.008	10	32.658 ± 1.860
48	♀	5	0.026 ± 0.002	5	0.486 ± 0.031	5	18.186 ± 1.388
		5	0.024 ± 0.001	5	0.433 ± 0.039	5	19.372 ± 1.232
72	♀	4	0.180 ± 0.026	4	3.197 ± 0.398	4	17.821 ± 0.672
		4	0.179 ± 0.007	4	3.151 ± 0.189	4	17.644 ± 0.936
96	♀	10	0.466 ± 0.012	10	4.964 ± 0.232	10	10.731 ± 0.445
		6	0.379 ± 0.032	6	4.688 ± 0.426	6	12.392 ± 0.483

Records of dry weights and oxygen consumption throughout the larval development of both controls and the *ltr/ltr* lethals are presented in Tables 2

and 4 respectively. In general there is a gradual increase in dry weights with the growth of larvae in both genotypes. At all corresponding stages the values of the controls are about 2-3 times higher than those of the lethals (Fig. 2). Only shortly before puparium formation the *ltr/ltr* larvae finally reach a value which even slightly exceeds that of the *ltr/In* heterozygotes. The lower values of the *ltr/ltr* individuals aged 30, 48, 72, and 96 h. are obviously due to retardation of growth of the *ltr/ltr* homozygotes; a fact corresponding with the morphogenetic study of HADORN (1948, 1949), who stated that various internal organs of such lethals were apparently smaller than those of the controls.

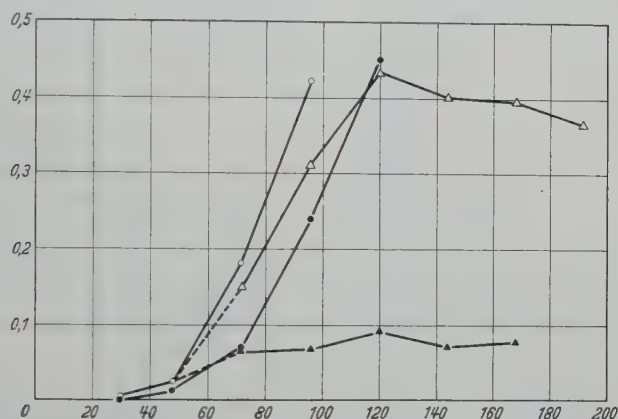


Fig. 2.—Changes in dry weights of controls and lethals during larval development. Ordinate: dry weight per larva in mg. Abscissa: larval age in hours after oviposition. ○ *ltr/In* controls; ● *ltr/ltr* lethals; △ *lgl/lgl* lethals; ▲ *lme/lme* lethals.

Table 3.—Average Dry Weights and Rates of Oxygen Consumption for *ltr/In* Controls During Pupal Development at 25° C.

Age in h. after pupation	Sex	Dry weight per pupa in mg.		O ₂ -consumption in cu.mm. per pupa per h.		O ₂ -consumption in cu.mm. per mg. per h.	
		n	M ± S.E.	n	M ± S.E.	n	M ± S.E.
3	♂+♀	5	0.455 ± 0.018	5	2.920 ± 0.079	5	6.462 ± 0.451
	♂	4	0.331 ± 0.011	4	2.619 ± 0.015	4	7.911 ± 0.353
10	♂+♀	6	0.438 ± 0.008	6	1.654 ± 0.138	6	3.802 ± 0.364
	♂	4	0.363 ± 0.015	4	1.413 ± 0.010	4	3.892 ± 0.231
20	♂+♀	3	0.439 ± 0.017	3	1.099 ± 0.102	3	2.527 ± 0.324
	♂	2	0.310 ± 0.015	2	0.945 ± 0.108	2	3.075 ± 0.494
40	♂+♀	4	0.428 ± 0.007	4	0.872 ± 0.008	4	2.047 ± 0.216
	♂	2	0.346 ± 0.021	2	0.852 ± 0.076	2	2.462 ± 0.074
60	♂+♀	6	0.398 ± 0.022	6	1.090 ± 0.066	6	2.783 ± 0.214
	♂	5	0.328 ± 0.006	5	0.875 ± 0.034	5	2.663 ± 0.054
80	♂+♀	5	0.362 ± 0.024	5	2.194 ± 0.079	5	6.186 ± 0.633
	♂	5	0.297 ± 0.011	5	1.435 ± 0.009	5	4.854 ± 0.300

In parallel to the increase of dry weight the rate of oxygen consumption per individual per hour also steadily increases from younger to older individuals. This relation holds true for both genotypes (Fig. 3). Here again the values are in favour of the controls at all corresponding stages. The difference is especially

striking for individuals aged 72 h. (According to *t*-test, *P* has a value of 0.001 for females and 0.005 for males between the two genotypes.) The rate values of lethal larvae aged 120 h. are however comparatively high, being 5.983 ± 0.191 and 4.939 ± 0.424 cu.mm. per larva per hour for females and males respectively (Table 4).

Table 4.—Average Dry Weights and Rates of Oxygen Consumption for *ltr/ltr* lethals During Larval Development at 25° C.

Age in h. after oviposition	Sex	Dry weight per larva in mg.		O ₂ -consumption in cu.mm. per larva per h.		O ₂ -consumption in cu.mm. per mg. per h.	
		<i>n</i>	M ± S.E.	<i>n</i>	M ± S.E.	<i>n</i>	M ± S.E.
30	♀ and ♂	10	0.0028 ± 0.0002	10	0.113 ± 0.002	10	40.984 ± 1.925
48	♂	7	0.013 ± 0.001	7	0.376 ± 0.039	7	28.620 ± 1.480
		3	0.013 ± 0.002	3	0.390 ± 0.063	3	29.317 ± 1.195
72	♀	6	0.067 ± 0.004	6	1.579 ± 0.081	6	23.823 ± 1.115
		2	0.068 ± 0.003	2	1.573 ± 0.013	2	23.169 ± 0.831
96	♂	15	0.241 ± 0.014	15	4.914 ± 0.292	15	20.551 ± 0.654
		7	0.237 ± 0.023	7	4.246 ± 0.389	7	18.247 ± 0.958
120	♀	13	0.483 ± 0.020	13	5.983 ± 0.191	13	12.535 ± 0.473
		3	0.416 ± 0.052	3	4.939 ± 0.424	3	11.992 ± 0.595

Concerning the high values of oxygen consumption for lethal larvae aged 120 h., a phenomenon which is characteristic for this genotype must be taken into consideration. As stated in the previous section, these larvae usually pupate about 24 h. later than the controls. As a matter of fact, there are individuals which may possibly delay their pupation processes for even several days. Most probably among the group of lethals measured there were individuals which were not yet ready for pupation and consequently in a more active state than the others. The average value therefore turns out to be relatively higher.

If attention is directed to data of oxygen consumption per mgm. dry weight per hour it can be readily seen that in both *ltr/In* and *ltr/ltr* individuals the values are high at the beginning of larval development, and drop rather rapidly within the first 48 h., then more slowly at later stages. The rate curves of both genotypes run nearly parallel to each other (Fig. 4). In contrast to the results reported above the *ltr/ltr* homozygotes have distinctly higher rate values than the controls even at the very beginning of their larval life. (For individuals aged 30 h., according to *t*-test, *P* has a value of 0.006.)

The fact that values of oxygen uptake calculated on basis of unit dry weight turn out to be higher in the *ltr/ltr* lethals than the controls during their larval development requires an explanation of its own. An inspection of Fig. 5 shows that the fresh weight values of these lethals are considerably high. The ratio between dry weights and fresh weights in these individuals lies in the region of 1:10 (compare Fig. 2 and 5). This again is evidently caused by the large accumulation of haemolymph within its body. Besides, reserve substances such as fat body of the lethals are much reduced. The higher values are therefore possibly due to less inactive tissues in the larval body.

Another point which has been revealed by the present study is that values of both dry weights and oxygen consumption for lethal larvae aged 120 h. and for controls aged 96 h. are similar. This is in fact an expected result since the development of the *ltr/ltr* homozygotes is as a rule retarded for 24 h. At these two stages, although individuals of the two genotypes have chronologically different ages, yet physiologically, both of them have already completed their larval development and are ready for pupation. This points to the fact that, for making comparative studies, the physiological age rather than the absolute age of the individual concerned is obviously more significant.

Concerning sexual difference; in control larvae the females show definitely higher values in dry weights than the males at 96 h. (P is equal to 0.012.) On

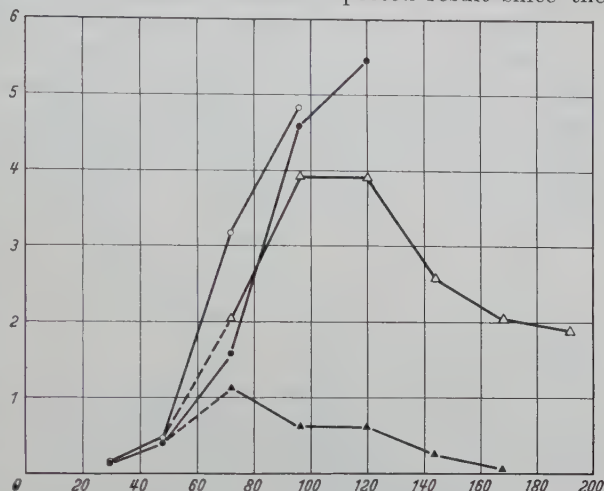


Fig. 3.—Changes in rates of oxygen consumption for controls and lethals during larval development. Ordinate: rate of oxygen consumption in cu.mm. per larva per hour. Abscissa: larval age in hours after oviposition. Symbols the same as in Fig. 2.

the other hand, the rates of oxygen consumption per unit dry weight per hour are apparently in favour of the males at the same stage. (P has a value of 0.025.) As to lethal larvae, in all stages studied, both records of dry weights and rates of oxygen consumption per mgm. dry weight per hour show no essential difference. (The small deviations of the data in Table 4 may hardly be considered significant, since values of P for females and males of the same age have been shown greater than 0.06.) The fact that the sexual difference in dry weights and oxygen consumption of the *ltr/ltr* homozygotes is not so obvious as that of the controls is evidently due to the disturbing effect of the lethal factor, so that both females and males can no longer keep their

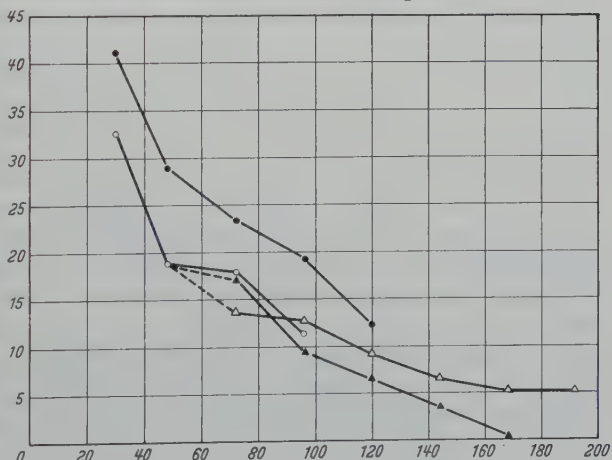


Fig. 4.—Changes in rates of oxygen consumption for controls and lethals during larval development. Ordinate: rate of oxygen consumption in cu.mm. per mg. dry weight per hour. Abscissa: larval age in hours after oviposition. Symbols the same as in Fig. 2.

normal developmental relations. This point can be better illustrated from the experiment dealing with "*lethal meander*" (p.58).

3. The oxygen consumption of pupae.

When the larvae were about to form puparium they were separated according to their genotypes and kept in separate dishes. Each individual was further examined as to sex by the method of KERKIS (1931) and again cultured separately. For the *ltr/In* controls the dry weight of each pupa was determined after its oxygen consumption had been measured. In the *ltr/ltr* homozygous pupae individuals

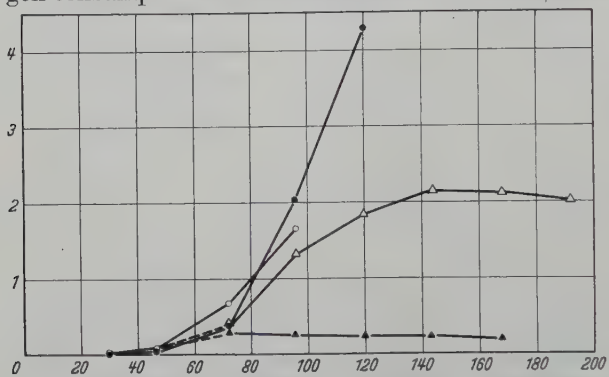


Fig. 5.—Changes in fresh weights of controls and lethals during larval development. Ordinate: fresh weight per larva in mg. Abscissa: larval age in hours after oviposition. Symbols the same as in Fig. 2.

which remained in the early pupal state and those which were able to undergo a so called "regional metamorphosis" were indistinguishable in early stages and each pupa therefore had to be cultured further after its respiration was studied. The dry weights of these lethals were thus determined indirectly from individuals bred from the same stock and reared under identical conditions. The oxygen consumption of controls was measured at 6 different pupal stages, namely 3, 10, 20, 40, 60, and 80 h. after the formation of puparium. For the *ltr/ltr* homozygotes 3 more stages have been studied, namely 3, 10, 20, 40, 60, 80, 100, 120, and 140 h. after the beginning of their pupal life.

The average rates of oxygen consumption of the control and lethal pupae are summarized in Tables 3 and 5 respectively. In total, 51 control pupae of the above mentioned ages were observed. As can be seen from Table 3, in controls the females have always larger average body weights than the males. (Values of *P* for females and males of the same age have a range of from 0.001 to 0.043.) This is true in every pupal stage which has been so far studied. Considering pupae of one sex in different developmental stages, the weight values decrease steadily from the beginning to the end of the pupal period. This is especially obvious in females. (The difference between individuals aged 3 and 80 h. is statistically significant since *P* has a value of 0.013.) This fact has been also reported by previous investigators (BODINE and ORR 1925, POULSON 1935, WOLSKY 1938) and apparently is caused by consumption of bodily materials, a result which may be attributed to metabolic activities during the course of metamorphic development.

Shortly after pupation the rate of oxygen consumption is quite high. For the first 20 h. this value drops down very rapidly, and continues to decrease but much more slowly to about 40 h. when the rate of oxygen consumption reaches its minimum. From 40 to 60 h. a steady increase begins, and up to 80 h. the rates

reach quite high values which are almost comparable to those measured at the beginning of pupal development. If the rate values are plotted against developmental ages, a typical U-shaped curve is obtained (Fig. 6), as also described by BODINE and ORR (1925), CLARE (1925), DOBZHANSKY and POULSON (1935) and WOLSKY (1938).

Considering the rates of oxygen consumption per individual between both sexes, for the first 4 pupal stages the values are rather similar. Only at the last two stages do the females definitely exceed the males. (*P* has a value of 0.018 at 60 h. and 0.001 at 80 h.) In this place the speed of development again plays an important role, since the females usually emerge from the pupae earlier than the males (BONNIER 1926) and therefore have a greater oxygen demand.

The study of oxygen consumption of 200 *ltr/ltr* homozygous pupae, including both non-metamorphosed and partially metamorphosed individuals, brought to light an entirely different picture of the pupal life of this genotype. A closer analysis of the results listed in Table 5 reveals several points which deserve our special attention.

The oxygen consumption of these lethal pupae is fairly high at the outset of metamorphic changes. It drops down abruptly for the first 20 h., and then more slowly to 40 h. Beginning from this stage it remains at a value

around 0.9 cu.mm. per mgm. dry weight per hour for at least 6 days after pupation. This amounts to even less than 50% of the minimum value which has been observed during the pupal development of the controls. Fig. 7 shows that the two rate curves first take a rather abrupt descent and then turn sharply to two horizontal lines.

The fact that the rates of oxygen consumption of the lethal pupae drop to such a low limit and remain in this condition for such a long period seems to be rather peculiar and unexpected. In order to check whether these low rate values

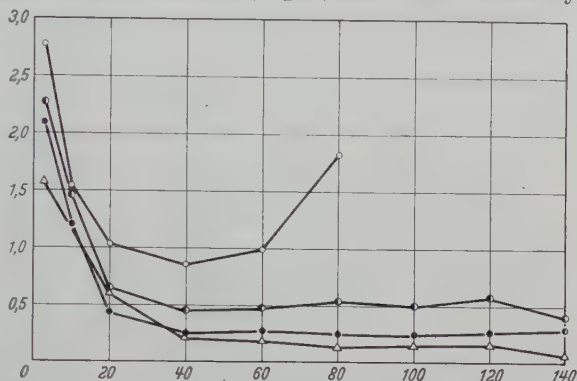


Fig. 6.—Changes in rates of oxygen consumption for controls and lethals during pupal development. Ordinate: rate of oxygen consumption in cu.mm. per pupa per hour. Abscissa: pupal age in hours after puparium formation. ○ *ltr/ltr* controls; ● partially metamorphosed *ltr/ltr* lethals; ● non-metamorphosed *ltr/ltr* lethals; △ *lgl/lgl* lethals.

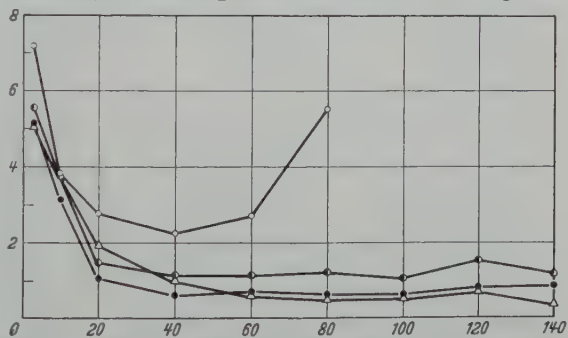


Fig. 7.—Changes in rates of oxygen consumption for controls and lethals during pupal development. Ordinate: rate of oxygen consumption in cu.mm. per mg. dry weight per hour. Abscissa: pupal age in hours after puparium formation. Symbols the same as in Fig. 6.

Table 5.—Average Dry Weights and Rates of Oxygen Consumption for ltr/ltr Lethals During Pupal Development at 25° C.

Age in h. after pupation	Sex	Dry weight per pupa in mg.		O ₂ -consumption in cu.mm. per pupa per h.		O ₂ -consumption in cu.mm. per mg. per h.	
		n	M ± S.E.	n	M ± S.E.	n	M ± S.E.
3	O ₃ +O	5	0.411 ± 0.028	16	2.287 ± 0.099	16	5.564 ± 0.244
		5	0.398 ± 0.029	5	1.714 ± 0.067	5	4.307 ± 0.169
10	O ₃ +O	8	0.428 ± 0.013	15	1.411 ± 0.167	15	3.296 ± 0.191
		2	0.316 ± 0.025	7	1.026 ± 0.093	7	3.246 ± 0.299
20	O ₃ +O	5	0.473 ± 0.019	9	0.581 ± 0.092	9	1.228 ± 0.199
		5	0.331 ± 0.029	6	0.407 ± 0.083	6	1.228 ± 0.241
40	O ₃ +O	5	0.471 ± 0.022	15	0.291 ± 0.031	15	0.619 ± 0.065
		5	0.346 ± 0.019	14	0.318 ± 0.043	14	0.918 ± 0.125
60	O ₃ +O	5	0.438 ± 0.019	7	0.418 ± 0.071	7	0.954 ± 0.161
		3	0.394 ± 0.031	9	0.289 ± 0.028	9	0.732 ± 0.072
80	O ₃ +O	12	0.439 ± 0.013	6	0.413 ± 0.070	6	0.944 ± 0.160
		8	0.378 ± 0.013	2	0.179 ± 0.081	2	0.457 ± 0.206
100	O ₃ +O	11	0.431 ± 0.019	6	0.269 ± 0.041	6	0.625 ± 0.094
		11	0.342 ± 0.014	4	0.385 ± 0.010	4	1.099 ± 0.248
120	O ₃ +O	10	0.383 ± 0.017	13	0.425 ± 0.065	13	1.086 ± 0.154
		10	0.334 ± 0.014	3	0.499 ± 0.212	3	1.451 ± 0.616
140	O ₃ +O	8	0.362 ± 0.019	8	0.393 ± 0.045	8	1.084 ± 0.125
		10	0.356 ± 0.009	6	0.297 ± 0.054	6	0.838 ± 0.150

Table 6.—Average Dry Weights and Rates of Oxygen Consumption for Partially Metamorphosed and Non-metamorphosed ltr/ltr Lethals During Pupal Development at 25° C.

Meta- morphosis	Pupal age in h.	Dry weight per pupa in mg.		O ₂ -consumption in cu.mm. per pupa per h.		O ₂ -consumption in cu.mm. per mg. per h.	
		n	M ± S.E.	n	M ± S.E.	n	M ± S.E.
Partially metamor- phosed type	3	10	0.404 ± 0.019	7	2.277 ± 0.168	7	5.539 ± 0.408
	10	10	0.405 ± 0.018	3	1.465 ± 0.097	3	3.776 ± 0.141
	20	10	0.402 ± 0.028	6	0.629 ± 0.094	6	1.476 ± 0.187
	40	10	0.408 ± 0.025	8	0.457 ± 0.036	8	1.164 ± 0.139
	60	8	0.421 ± 0.017	5	0.473 ± 0.085	5	1.118 ± 0.185
	80	13	0.411 ± 0.015	3	0.532 ± 0.094	3	1.217 ± 0.264
	100	10	0.413 ± 0.023	5	0.492 ± 0.062	5	1.015 ± 0.202
	120	10	0.369 ± 0.019	8	0.572 ± 0.104	8	1.504 ± 0.224
	140	8	0.361 ± 0.014	7	0.409 ± 0.058	7	1.134 ± 0.148
Non-metamor- phosed type	3	10	0.404 ± 0.019	13	2.098 ± 0.123	13	5.157 ± 0.287
	10	10	0.405 ± 0.018	19	1.207 ± 0.086	19	3.147 ± 0.019
	20	10	0.402 ± 0.028	9	0.434 ± 0.088	9	1.063 ± 0.206
	40	10	0.408 ± 0.025	21	0.246 ± 0.022	21	0.611 ± 0.059
	60	8	0.421 ± 0.017	11	0.287 ± 0.025	11	0.698 ± 0.058
	80	7	0.422 ± 0.013	5	0.248 ± 0.040	5	0.586 ± 0.088
	100	12	0.364 ± 0.018	5	0.239 ± 0.031	5	0.615 ± 0.087
	120	10	0.346 ± 0.015	7	0.288 ± 0.038	7	0.817 ± 0.099
	140	11	0.355 ± 0.013	7	0.295 ± 0.040	7	0.823 ± 0.112

really represent the metabolic state of the pupae, or simply are due to other unknown factors such as bacteria in the gut, experiments were made with pupae killed by heating at 65° C. for one hour after which their oxygen consumption was measured and compared to that before the heat treatment. During heating the pupae were placed on a piece of moistened filter paper and kept in a covered

glass dish in order to avoid water evaporation. The results of several such experiments showed distinctly that no oxygen consumption took place after the pupae had been killed. In addition to these experimental results, there are still

two other facts which also furnish evidence to show that this low rate of oxygen consumption does actually reveal the active metabolic activity of these individuals. Firstly, as already described in a previous paragraph, morphogenetic changes like the coloration of eyes and the development of bristles occur at about 75 to 90 h. after pupation while the oxygen consumption of the pupae already drops down to an extremely low value as early as 20 h. after the outset of pupal life. This indicates that tissue differentiation of the pupae is still going on in spite of the enormous dropping of their rates of oxygen consumption. It is most improbable that some tissues can survive very long after the death of others. Secondly, records of oxygen consumption for individuals aged from 40 to 140 h. after pupation remain fairly constant. In case the observed results are simply due to disturbing factors from outside, the correlation of the data at different stages could not be easily accounted for. It is true that the oxygen consumption of these lethal pupae drops down rapidly soon after puparium formation, but, according to the results of the present study, this does not mean the end of their pupal life.

A further notable fact is the difference in the rates of oxygen consumption between the non-metamorphosed and the partially metamorphosed lethal homozygotes (Table 6). This difference (the values being always higher for the partially metamorphosed type) is detectable even at those stages where the two types of lethals are morphologically indistinguishable. (An analysis of the data of oxygen uptake per unit weight in Table 6 shows that P has a value of 0.003. The difference between the two types of lethal pupae is therefore considered significant.) Fig. 6 and 7 show that the two rate curves of these pupae remain parallel to each other from the very beginning to the latest stage which has been studied. Taking the controls

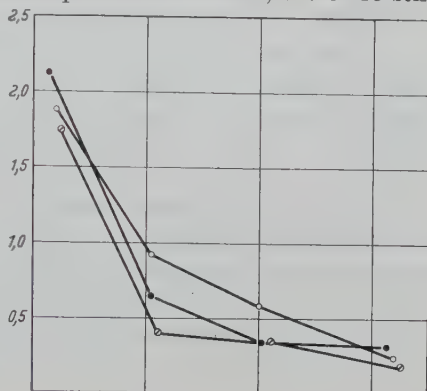


Fig. 8.—Successive changes in rates of oxygen consumption of three individual *ltr/ltr* lethals during pupal development. Ordinate: rate of oxygen consumption in cu.mm. per pupa per hour. Abscissa: pupal age in hours after puparium formation. ○ pupa a; ● pupa b; ◊ pupa c.

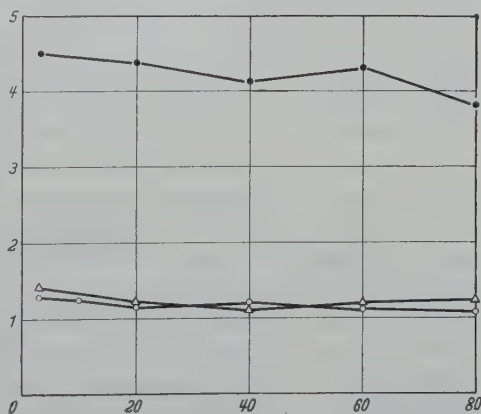


Fig. 9.—Changes in fresh weights of controls and lethals during pupal development. Ordinate: fresh weight per pupa in mg. Abscissa: pupal age in hours after puparium formation. Symbols the same as in Fig. 2.

indistinguishable. (An analysis of the data of oxygen uptake per unit weight in Table 6 shows that P has a value of 0.003. The difference between the two types of lethal pupae is therefore considered significant.) Fig. 6 and 7 show that the two rate curves of these pupae remain parallel to each other from the very beginning to the latest stage which has been studied. Taking the controls

into consideration, the rates of oxygen consumption of these 3 types of pupae have the following sequence: controls > partially metamorphosed lethals > non-metamorphosed lethals. The results therefore demonstrate clearly a close relationship between respiration and the metamorphic development.

In order to check further the respiratory changes during the pupal development of the *ltr/ltr* lethals another experiment was performed in an entirely different manner. In the previous study the oxygen consumption of individual pupae of the same age was measured; each pupa was immediately killed by drying, and its dry weight determined. In other words, the oxygen values of different pupal ages were based on measurements of different individuals. In the present case the same pupa was measured at regular intervals for a period of 60 h. The figures of oxygen consumption of 3 individuals studied in this way are shown in Fig. 8. In all 3 cases the rates oxygen consumption decreased rapidly, and at 60 h. all of them dropped down to approximately equal values. The results thus agree quite well with those observed in the previous experiments.

II. "Lethal giant larvae" (*lgl* 2-0.0±).

1. Developmental history.

A stock *lgl cn bw/Cy*, which has been bred for many generations in a balanced condition in this laboratory, was used in the following experiments. According to its constitution 3 genotypes are expected in breeding: *Cy/Cy*, *lgl cn bw/Cy* and *lgl cn bw/lgl cn bw*. Since the *Cy/Cy* homozygotes die mainly in the embryonic stage (HADORN 1940) the *lgl/Cy* heterozygotes are theoretically double the number of the *lgl/lgl* homozygotes in the culture.

At early larval stages the two genotypes are morphologically indistinguishable. But beginning with the third day after oviposition, according to descriptions presented by previous investigators (HADORN 1937, 1948; HADORN and RIS 1939; SCHARER and HADORN 1938; HADORN and GLOOR 1942; GLOOR 1943), the *lgl/lgl* homozygotes differ from the *lgl/Cy* heterozygotes in the following characters: (1) Their salivary glands and ring glands are not well developed. (2) There is less fat body in the lethals and the larvae look relatively more transparent. (3) Their gonads, especially the testes, are under-developed and therefore smaller in size. (4) At 75 and 100 h. after oviposition the lethals have distinctly smaller body sizes than the heterozygotes. (5) The MALPIGHIAN tubules of the lethals are almost colorless while those of the normals are bright yellow in color. The recent work of GLOOR and CHEN (unpublished) showed that the chloride concentration in the haemolymph of the lethal larvae, similar to the case of "*lethal translucida*", was less than 40% of that of the normals.

At 25° C. the *lgl/Cy* heterozygotes usually begin to pupate on the fifth day after the time of egg laying. The lethal homozygotes, on the other hand, never start to form a puparium up to the seventh day. As described by HADORN (1937), this pupation process may be delayed for even several weeks, and there are even individuals which do not pupate at all. The duration of larval period therefore varies considerably from individual to individual. However, as has been observed by myself, for the majority of cases the larval development lasted about 8-9 days.

During pupation there are several features which are rather characteristic for these lethals. The larval skin does transform into puparium but the larva itself can never contract into the typical pupal shape. Its anterior dorsal body surface flattens slightly. The eversion of the two anterior spiracles also differs from individual to individual. Some of them have their spiracles only half-way everted, others only one of the two, and there are still individuals which do not evert their spiracles at all. Within the puparium the imaginal disks degenerate and real pupation never occurs. Owing to this fact such individuals have been named "*pseudo-pupae*" (HADORN 1948).

In view of the above mentioned characters we see that there is no clearly morphological distinction between larva and the so called "*pseudo-pupa*." In other words, it is rather difficult to fix a point where the larval life ends and the pupation process begins. In the following experiments those individuals which absolutely ceased to move and showed more or less the eversion of the anterior spiracles or the flattening of the anterior dorsal body surface were considered to have begun their pupal life.

2. The oxygen consumption of the *lg|lg|* larvae.

Since the normal heterozygotes and the lethal homozygotes of this mutant are not distinguishable in early larval stages, the measurements began with larvae aged 72 h. after oviposition. The other stages which have been studied were 92, 120, 144, 168, and 192 h. As described above, the length of larval life differs from individual to individual, and the ages mentioned here refer only to those larvae which actually lived for the stated periods. Procedures of determining the larval age, weighing, and the measurements of oxygen consumption were exactly the same as those described in the experiments dealing with "*lethal translucida*". Records of dry weights and the rates of oxygen consumption per hour and both per individual and per unit dry weight are presented in Table 7. The results emerging from this study can be stated as follows:

Table 7.—Average Dry Weights and Rates of Oxygen Consumption for *lg|lg|* Lethals During Larval Development at 25° C.

Age in h. after oviposition	Sex	Dry weight per larva in mg.		O ₂ -consumption in cu.mm. per larva per h.		O ₂ -consumption in cu.mm. per mg. per h.	
		n	M ± S.E.	n	M ± S.E.	n	M ± S.E.
72	♀	7	0.145 ± 0.008	7	1.927 ± 0.061	7	13.501 ± 0.712
	♂	5	0.152 ± 0.017	5	2.141 ± 0.271	5	14.085 ± 1.717
96	♀	6	0.344 ± 0.021	6	4.266 ± 0.218	6	12.559 ± 0.732
	♂	4	0.278 ± 0.005	4	3.561 ± 0.139	4	12.832 ± 0.535
120	♀	6	0.498 ± 0.007	6	4.405 ± 0.301	6	8.854 ± 0.564
	♂	4	0.366 ± 0.017	4	3.409 ± 0.378	4	9.318 ± 0.843
144	♀	4	0.463 ± 0.012	4	2.808 ± 0.131	4	6.056 ± 0.184
	♂	4	0.339 ± 0.027	4	2.361 ± 0.165	4	7.054 ± 0.521
168	♀	6	0.440 ± 0.022	6	2.195 ± 0.204	6	5.141 ± 0.362
	♂	4	0.348 ± 0.010	4	1.861 ± 0.127	4	5.389 ± 0.498
192	♀	5	0.404 ± 0.017	5	1.917 ± 0.093	5	4.751 ± 0.202
	♂	3	0.326 ± 0.002	3	1.842 ± 0.062	3	5.648 ± 0.154

a) *The body weight.*—An examination of Table 7 shows that the dry weights of all *lgl/lgl* lethals increase steadily at the first 3 observed stages. Beginning from the fifth day the weight values in individuals of both sexes remain rather constant. It seems that the time of 120 h. after oviposition is a turning point of these lethal larvae, at which stage growth ceases and body weight even begins to drop slightly. According to the records presented by GLOOR (1943) in his study on the body lengths of the *lgl/lgl* larvae these lethals do continue increasing in sizes even up to 250 h. The data of fresh weights of the individuals studied in the present experiment also point out such an increase and show no apparent drop in weight even up to 192 h. These lend support to the conclusion that the increase in size at the later larval stages of these lethals is simply a phenomenon of further accumulation of haemolymph within its body. The study of GLOOR and CHEN (unpublished) on the chloride concentration of the haemolymph has also shown that these individuals have a larger volume of body fluid than the normals of corresponding ages. Obviously the process of growth at the delayed larval periods of these lethals is entirely suspended, and the larvae continue to exist at the cost of their own reserve materials.

In case the dry weights of the *lgl/lgl* lethals are compared with those of the *ltr/In* controls, it is readily seen that the values remain in favour of the controls at all corresponding ages. (At 96 h. *P* has a value of 0.001 for females and 0.037 for males between the two genotypes. The differences are regarded as significant.) In other words, there is a general retardation of growth of the *lgl/lgl* lethals during their larval development. This fact is in complete accord with the conclusion reached by GLOOR (1943) from his study of the body lengths of these lethals.

b) *The oxygen consumption per larva per hour.*—The trend of respiratory changes of the "*lgl*" lethals based on records of oxygen utilization per larva per hour is entirely different from those described for the two previous genotypes. Their rates of oxygen consumption increase steadily from 72 to 96 h., at which time they come to a standstill and remain nearly constant for the next 24 h. (Fig. 3). From 120 h. onward the values fall off gradually until the time of puparium formation. The oxygen consumption on the eighth day of larval development amounts to only about 50% of that between the fourth and the fifth day when their oxygen uptake reaches a maximum. An inspection of the rate curve in Fig. 3 shows that these lethals, as far as their rates of oxygen consumption are concerned, seem to approach the end of their larval life at a period between 96 and 120 h. However at all the stages observed the rate values of the lethal individuals have never reached those of the controls.

c) *The oxygen consumption per mgm. dry weight per hour.*—The rates of oxygen consumption per mgm. dry weight per hour make a consistent descent throughout all of the larval stages which have been observed. The rate curve of these lethals in Fig. 4 shows that the dropping tendency is rather steady before the fourth day and more rapid during the rest of the larval period. It seems that at about 96 h. a certain change of the respiratory metabolism of these *lgl/lgl* lethals takes place. Furthermore the rate values with respect to unit body weight of both controls and the lethal larvae at this particular stage are rather similar. The results thus indicate that after the fourth day these lethals are physiologically ready for pupation, but, owing to hindrance by the lethal factor, this process can never

start until after the eighth day. The retarding effect, according to HADORN (1937), is due to an inadequate secretion of pupation hormone in "ring glands".

d) *The sexual difference.*—The average data summarized in Table 7 give a clear picture of the relations between the two sexes. Beginning from 96 h. the females always show higher values in dry weights than the males of corresponding ages. (The differences are considered to be significant since values of P have a range of from 0.001 to 0.031 for the last 4 larval stages observed.) With regard to oxygen consumption both per individual and per unit dry weight the results are approximately the same for both sexes of equal ages.

3. The oxygen consumption of the *lgl/lgl* "pseudo-pupae".

The "pseudo-pupae" studied in the following experiments consisted of individuals of 8 different ages, namely 3, 20, 40, 60, 80, 100, 120, and 140 h. after puparium formation. As has been mentioned before, the duration of larval life varies exceedingly from individual to individual. The ages stated in the following description therefore refer strictly to the time which has elapsed since the formation of puparium regardless at which age the larva pupated.

a) *The dry weight.*—Generally speaking there is a slight decrease in dry weights from the first to the last studied "pseudo-pupal" stages (Table 8). A similar fact has been observed in the study of the control pupae. The cause of this, as mentioned before, is consumption of bodily materials during the "pseudo-pupal" life.

b) *The oxygen consumption per "pseudo-pupa" per hour.*—At about 3 h. after puparium formation the oxygen values are only slightly lower than those observed in the last larval stage. Within the next 20 h., however, the rate of

Table 8.—Average Dry Weights and Rates of Oxygen Consumption for *lgl/lgl* Lethals During "Pseudo-pupal" Development at 25° C.

Age in h. after pupation	Sex	Dry weight per pseudo-pupa in mg.		O ₂ -consumption in cu.mm. per pseudo-pupa per h.		O ₂ -consumption in cu.mm. per mg. per h.	
		<i>n</i>	M ± S.E.	<i>n</i>	M ± S.E.	<i>n</i>	M ± S.E.
3	O ₃ +O	7	0.361 ± 0.028	7	1.667 ± 0.059	7	4.791 ± 0.397
		6	0.281 ± 0.025	6	1.478 ± 0.055	6	5.512 ± 0.581
20	O ₃ +O	5	0.361 ± 0.016	5	0.581 ± 0.066	5	1.566 ± 0.203
		8	0.259 ± 0.013	8	0.593 ± 0.057	8	2.286 ± 0.218
40	O ₃ +O	7	0.284 ± 0.014	7	0.225 ± 0.052	7	0.824 ± 0.161
		5	0.186 ± 0.013	5	0.198 ± 0.055	5	1.198 ± 0.373
60	O ₃ +O	4	0.348 ± 0.018	4	0.155 ± 0.081	4	0.424 ± 0.208
		7	0.223 ± 0.016	7	0.191 ± 0.039	7	0.848 ± 0.148
80	O ₃ +O	6	0.291 ± 0.012	6	0.131 ± 0.035	6	0.402 ± 0.149
		5	0.202 ± 0.017	5	0.133 ± 0.029	5	0.713 ± 0.202
100	O ₃ +O	4	0.293 ± 0.029	4	0.137 ± 0.047	4	0.452 ± 0.165
		7	0.208 ± 0.018	7	0.159 ± 0.044	7	0.735 ± 0.209
120	O ₃ +O	6	0.271 ± 0.020	6	0.155 ± 0.045	6	0.599 ± 0.195
		7	0.199 ± 0.007	7	0.161 ± 0.006	7	0.812 ± 0.052
140	O ₃ +O	4	0.295 ± 0.029	4	0.055 ± 0.019	4	0.199 ± 0.072
		5	0.164 ± 0.010	5	0.075 ± 0.051	5	0.440 ± 0.241

oxygen consumption drops to less than 40% of that in the first stage. It continues to drop till 40 h. and then remains at a rather constant value for a period of about 80 h. From 120 to 140 h. a further drop takes place, so that the average value in the latest stage amounts to only about 0.06 cu.mm. per individual per hour (Fig. 6). One striking fact during the study of these "*pseudo-pupae*" was that beginning from 40 h. after pupation individuals whose rate values approached almost zero were not infrequently observed, although this happened more often at later stages. This means that while the pupal life of most "*pseudo-pupae*" could extend over 5 or 6 days, there were individuals which really died much earlier. The rate of oxygen consumption at a definite pupal period therefore represents only the average value of individuals in different metabolic conditions.

c) *The oxygen consumption per mgm. dry weight per hour.*—The calculated values of oxygen consumption in cu.mm. per mgm. per hour are given in the last column of Table 8. The results revealed from this study can be summarized as follows: (1) The rate values follow a descending course throughout the "*pseudo-pupal*" life. (2) In all comparable stages the values of "*pseudo-pupae*" are considerably lower than those of the controls. This is true even at the beginning of their pupal life. (The differences between the two genotypes for individuals aged 3 h. have been statistically tested. *P* has a value of 0.019 for females and 0.015 for males.) At 40 h., when the values of the control pupae drop to a minimum, the average rate amounts to only 50% of that of the normals. These facts are actually consistent with the findings reported by HADORN (1948) from his analysis of the metamorphosis of the *lgl/lgl* lethals. As stated by him, at the time of pupation the imaginal discs in head and thorax never evaginate and later are found as lumps of degenerated tissues within the puparium. The experimental data thus point to the fact that impairment in developmental system is coupled with a corresponding failure in respiration.

d) *The sexual difference.*—The data in Table 8 indicate that in the *lgl/lgl* "*pseudo-pupae*" the females have definitely higher weight values than the males. (Beginning from 20 h. values of *P* have a range of from 0.001 to 0.021 for the different stages studied.) On the other hand, their rates of oxygen consumption per individual per hour show no distinct sexual differences, although the latter, when expressed in terms of unit dry weight, remains more or less in favour of the males.

III. "*Lethal meander*" (*lme* 2-71 \pm or 73 \pm).

1. *Developmental history.*

For performing the following experiments a stock *lme/Cy* was employed. The "*lme*" lethal factor of this mutant, which was found by HADORN in a stock "*spermatheca*" (HADORN and SCHMID 1947), is located in the second chromosome and balanced likewise over "*Cy*". The viability of the present stock is rather low. In order to obtain satisfactory *lme/lme* homozygotes for experimentation the following out-crossing method was used.

Virgin females were collected from the stock *lme/Cy* and crossed with males of the wild strain "*Berlin-Inzucht*." Such a crossing gave offspring of two genotypes which had the constitutions *lme/+* and *Cy/+*, the former carrying the lethal factor "*lme*" and normal in appearance while the latter without the

factor and having curly wings. Males and females of the genotype *lme/+* were again selected and mated further. Among the offspring of the *lme/+* parents there were 3 genotypes: *lme/lme*, *lme/+*, and *+/+*. Since the lethal factor "*lme*" is completely recessive, only the *lme/lme* homozygotes were lethal and available for respiratory studies.

The morphogenetic development of the *lme/lme* lethals at different larval stages has been recently investigated in detail by SCHMID (1949). For the first two days after oviposition the lethal homozygotes are morphologically identical with the normals. At 72 h. these larvae gradually show a number of abnormalities by which the controls and lethals can be distinguished with certainty. Beginning from this time further growth of the lethal individuals is no longer possible, while the normals continue increasing in size. They assume a rather sluggish appearance and crawl slowly on the food in the culture dish. Within the following 24 h., i.e. on the fourth day after the eggs are laid, the differences between the two genotypes become very striking. The body size of the lethal larvae on the average amounts to only 50 to 60 % of that of the controls (SCHMID 1949). The larval skin looks rather flabby, and the pharyngeal apparatus is remarkably large, being almost comparable in size to the same organ in a fully grown normal individual. The two tracheal tubes are far too long, so that they become very much folded within the unproportionally small larval body. The disproportion between these two organs and the body size indicates that while the larva as a whole ceases to grow the tracheal tubes still develop further. On the other hand, the growth of many internal organs, according to SCHMID, is restricted to various degrees. Some of the lethals die on the third day of their larval life while others may prolong their life for a period of even up to one week. In contrast to the two previous mutants pupation in the present lethal has never been observed.

The experiment of SCHMID showed some interesting facts which are very characteristic of this lethal mutant and seem to be quite suggestive for making further physiological studies. As reported by him, transplantation of normal ring glands failed to induce pupation, which is otherwise possible in the case of "*lethal giant larvae*" (HADORN 1937). The larvae were unable to assimilate albumen. The restriction in growth of various internal organs could be produced by starvation of normal individuals; i.e. phenocopies were produced which were remarkably similar.

2. The oxygen consumption of the *lme/lme* larvae.

The respiration measurements began with larvae aged 72 h. The other stages studied were 96, 120, 144, and 168 h., so that the experimental data represent respiration changes at equal time intervals during the larval development. The results are shown in Table 9.

a) *The dry weight.*—In contrast to the results of all previous experiments the weight values of the *lme/lme* homozygous larvae remain rather constant at all 5 observed stages though the data for larvae aged 120 h. seem to be somewhat higher than the rest. This means that these lethals at 72 h. have already reached their maximum growth limit. SCHMID also reported that *lme/lme* larvae aged both 3 and 4 days had the same body length. The results of both studies therefore agree with each other and indicate that growth of these individuals comes to a

Table 9.—Average Dry Weights and Rates of Oxygen Consumption for *lme/lme* Lethals During Larval Development at 25° C.

Age in h. after oviposition	Sex	Dry weight per larva in mg.		O ₂ -consumption in cu.mm. per larva per h.		O ₂ -consumption in cu.mm. per mg. per h.	
		<i>n</i>	<i>M</i> ± S.E.	<i>n</i>	<i>M</i> ± S.E.	<i>n</i>	<i>M</i> ± S.E.
72	♂	10	0.067 ± 0.001	9	1.137 ± 0.062	9	16.904 ± 0.254
	♀	10	0.062 ± 0.003	10	1.095 ± 0.071	10	18.044 ± 0.818
96	♂	8	0.063 ± 0.006	8	0.558 ± 0.038	8	9.181 ± 0.725
	♀	6	0.071 ± 0.007	6	0.677 ± 0.045	6	9.907 ± 0.666
120	♂	8	0.094 ± 0.003	8	0.653 ± 0.044	8	6.981 ± 0.404
	♀	8	0.089 ± 0.004	8	0.584 ± 0.025	8	6.656 ± 0.454
144	♂	6	0.067 ± 0.004	6	0.277 ± 0.016	6	4.188 ± 0.361
	♀	5	0.071 ± 0.003	5	0.237 ± 0.048	5	3.407 ± 0.747
168	♂	8	0.076 ± 0.004	8	0.044 ± 0.018	8	0.656 ± 0.357
	♀	7	0.080 ± 0.003	7	0.049 ± 0.012	7	0.616 ± 0.154

complete standstill at this particular age. The values are however extremely low as compared to those of controls, being less than 40% of that of the controls at 72 h. and still less than 20% at 92 h. The reason why such a big difference exists between the percentage values of the two larval stages is because the normal larvae increase further in size while development of the lethals is entirely suspended. Records based on body lengths, however, as presented by SCHMID, vary from 59 to 64% on the third day and 54 to 57% on the fourth day. In other words, the reduction in weights far exceeds that in lengths.

b) *The oxygen consumption per individual per hour.*—The rates of oxygen consumption per individual per hour decrease steadily from 72 to 96 h., then remain at a constant level for about 24 h., and again fall off rapidly to 168 h., when the larval life of the *lme/lme* lethals apparently comes to an end. The rate curve in Fig. 3 illustrates clearly the two descending periods. The experimental data of individuals aged 168 h. are especially interesting, since the values of nearly all of them are extremely low. The suspension of oxygen consumption indicates of course the cease of further development and the death of the animal. The most striking result emerging from the present study is that, in contrast to other lethal mutants, the life span of these lethals is strictly limited and death sets in at a definite period.

c) *The oxygen consumption per mgm. dry weight per hour.*—The rate values based on dry weights fall off consistently throughout the larval life of the lethals. In the last 4 stages measured, the drop of oxygen consumption occurs so regularly that the rate curve almost approaches a straight line (Fig. 4). Upon comparing this with normals at corresponding ages it can be seen that the values of males at 96 h. are obviously lower in the lethals than in the controls. (The difference between the two genotypes are statistically significant. The value of *P* is equal to 0.013.) Nevertheless the values of both genotypes at 72 h. are of striking resemblance. (*P* is equal to 0.29 for females and even 0.8 for males. The rate values should be therefore regarded as the same.) In other words, in spite of the retardation of further growth, the larvae at this stage still have normal metabolic activity. Hereafter the lethal effect becomes more pronounced and the developmental system follows a degeneration course.

d) *The sexual difference.*—Data of dry weights and oxygen consumption both per individual and per unit dry weight turned out to be almost identical in both sexes at every observed developmental age. (In none of the stages studied were the differences between males and females statistically significant.) From his study on the "damage pattern" of different internal organs of the *lme/lme* lethals SCHMID also stated that no sexual difference could be detected. The results thus lend support to the conclusion that the males and females of the present lethals, both morphologically and physiologically, are in the same developmental state.

Discussion.

I. The rates of oxygen consumption at different developmental stages of the wild type.

In the development of holometabolous insects it is well known that the morphogenetic processes which take place at various developmental stages are quite different. Accordingly the oxygen requirement at each stage is evidently not the same. With regard to the normal wild type of *Drosophila melanogaster* our knowledge concerning the respiratory metabolism at the pupal period is more complete because studies were often made at this particular stage. In addition to the repeatedly reported work on the pupal development of this insect (CLARE 1926, BODINE and ORR 1925, ORR 1925, POULSON 1935, DOBZHANSKY and POULSON 1935, WOLSKY 1938, ELLENBY 1938) there have been however several experiments dealing with the respiratory metabolism at the embryonic (BOELL and POULSON 1939; INHELDER, unpublished) and adult stages (KUCERA 1947, EDDY 1931). The results of the present study dealing with the larval life enable us to consider this problem as a whole and to get a more general view of the metabolic changes throughout the entire developmental history of this insect.

At the embryonic stage the rate of oxygen consumption runs parallel to the morphogenetic changes. According to BOELL and POULSON (1939) the average value of oxygen uptake was found to be 0.026 cu.mm. per egg per hour. By the use of the present method INHELDER (unpublished) has shown that at 25° C. the rate of oxygen utilization has a value of 0.018 cu.mm. per egg per hour at the outset and increases gradually to 0.044 cu.mm. per egg per hour toward the end of embryonic development. At about 12 h. after the beginning of morphogenetic development the oxygen uptake seems to increase more steadily since the curve of oxygen consumption plotted against age changes apparently to a more gradual slope at this particular period. The significance of such a turning point is not clear. The consumption of oxygen is apparently inaugurated by the process of fertilization, for the results of both experiments showed that the rates of oxygen uptake of the unfertilized eggs are much lower than those of the normal ones from the very beginning.

Soon after the larvae hatch from the eggs there is a rapid increase in the rate of oxygen uptake. The value rises to 0.151 ± 0.008 cu.mm. per larva per hour for the first 10 h. There are two factors, the uptake of food and the increase of muscular movements, which obviously influence to a great extent this observed result. RUDKIN (1939) demonstrated how the respiratory metabolism of *Drosophila* larvae varies with the given diet. Just as in the case of other higher animals, feeding, especially protein food, has a tendency to increase the rate of

oxygen consumption (WIGGLESWORTH 1947). For *Drosophila* larvae this problem is further complicated by the yeast ingested in the gut. INHELDER (unpublished) has tried to culture the larvae on both normal and sterile media and found that there was no significant difference between the results of individuals cultured in these ways. It is most probable that even accumulation of yeast in the gut affects the oxygen uptake of the individual concerned in a certain way, however the effect would be quite small in comparison with the oxygen consumption of the larva itself. Regarding the influence of muscular activity, it is the most difficult problem confronted by investigators dealing with this type of experiment, especially where such active individuals like *Drosophila* larvae are tested. In their study on the respiration of the blow-fly larvae FRAENKEL and HERFORD (1937) made constrictions at various parts of the body in order to keep the animal at rest. It is hardly possible that the experimental larvae incur no damage by such treatment and that the observed results are not affected, especially when the spiracles are ligatured off from the main respiratory system. In this connection it should be noted that the data presented here are apparently somewhat higher than those observed at absolute rest, particularly at later larval stages. Nevertheless, as already explained, the capacity of the container in which the larva remained during the entire observation period was quite limited (about 0.1 cu.cm.) and the muscular movements were in this way reduced to a minimum. Moreover, experiments dealing with different genotypes were conducted under strictly identical conditions. This factor was therefore assumed to be of no great importance.

The increase in rates of oxygen consumption during the larval development was found to run parallel to the growth of the animal. On the other hand, figures computed with respect to dry weights fall off consistently, i.e. the values decline from a high rate of early life to a low level at later stages. The records presented here are of the same magnitude as those obtained by RUDKIN (1939) except that the mean weight value of larvae aged 75 h. reported by him appears to be somewhat lower. This may possibly be due to variations in the stocks used or to slight differences in culture conditions.

With the onset of puparium formation the rates of oxygen consumption decrease steeply. Thus, for instance, pupae aged 3 h. have an average rate of oxygen uptake of 2.8 cu.mm. per individual per hour while the value for larvae aged 96 h., i.e. a few hours before pupation, was found to be 4.9 cu.mm. per individual per hour. For the rest of the pupal period the rate curve follows a U-shaped course, and the minimum oxygen consumption recorded in the present study occurs at about 40 h. after puparium formation. Although this fact of fall and rise in the respiratory metabolism during the pupal development of this type of insect has been often reported by various investigators and is quite well known, the significance of such a change is not clear and still under dispute.

It has been often considered that these variations in the metabolic rates are but manifestations of two main processes, histolysis and histogenesis, which take place during the time of metamorphosis (NEEDHAM 1929). HOWEVER, as has been shown by POULSON (1935), there is no such correlation between the respiratory changes and the morphological developments. According to his findings, the destruction of larval tissues has already begun before the rate of oxygen consumption drops to a minimum, and the anatomical development of imaginal

organs has completed before the former begins to rise again. The opinion that this drop of oxygen consumption is due to a temporary deprival of oxygen in pupal tissues during the time of rebuilding of the tracheal system (WIGGLESWORTH 1934) has been found also to be not reliable because no morphological evidence, at least in *Drosophila* pupae, has been observed (WOLSKY 1938). From studies of the inhibitory effect of carbon monoxide on the rate of oxygen uptake these respiratory variations have been ascribed to changes in quantity or activity of the oxygen transferring enzyme system in this particular stage. It has been further reported (WOLSKY 1941) that there is a quantitative change in the substrate dehydrogenase system parallel to the decrease and increase of oxygen consumption during metamorphosis. The results of such experiments are quite suggestive and furnish valuable information on the respiratory mechanism involved in the pupal development.

Records of pupal respiration presented by SCHWEITZER (1937) are especially worthy of mention here because his experiment was performed under extremely comparable conditions. The value of oxygen utilization in females, according to his report, was found to be 3.0 cu.mm. per individual per hour at 5 h. after the beginning of pupal life. This drops to a minimum of 0.9 cu.mm. per hour at 22-44 h. and begins to rise again at 70 h., so that the value toward the end of pupal stage increases to 3.0 cu.mm. per individual per hour. The rate values of males were reported to be 20% lower than those of the females. An examination of the data listed in Table 3 and the curve plotted in Fig. 6 shows that the results of both experiments fit very closely with each other. The striking resemblance of experimental data is possibly due to the fact that in both cases the oxygen uptake of a single pupa was measured, and in this way certain unavoidable difficulties involved in studies dealing with groups of individuals were eliminated.

In addition to changes in rates of oxygen consumption there is also an obvious drop of water content during pupation. As seen from the figures recorded in the present experiment, the fresh weights of larvae ready for pupation have a mean value of 1.6 mgm. (Fig. 5), while those of pupae aged 3 h., i.e. shortly after the formation of puparium begins, amount to only 1.3 mgm. (Fig. 9). On the other hand, the dry weights of individuals both before and after puparium formation remains more or less the same. During the rest of the pupal period there is a further drop of water content, but the loss is not very serious. The ratio between dry weight and fresh weight ranges from 3.4 to 3.1, being nearly the same as the value obtained by ELLENBY (1944), but apparently higher than that reported by WOLSKY (1938). According to the culture condition this may vary to a large extent.

II. The rates of oxygen consumption of the 3 lethal mutants.

Changes in body weights and the rates of oxygen consumption during the development of each mutant type have been described already in detail in the previous section. A comparison between the 4 genotypes, i.e. the normal controls and the three lethal mutants, reveals certain facts which are rather characteristic for each of them.

During the larval development individuals aged 72 and 96 h. of the *ltr/ltr*, *lgl/lgl* and *lme/lme* genotypes have distinctly smaller body weights than the

ltr/In controls. For *ltr/ltr* homozygotes this difference can be observed even at the outset of their larval life. There is thus a general retardation of growth in all 3 lethals. The degree of growth restriction follows this order: *lme* > *ltr* > *lgl* > control. A similar relation holds true for the rate of oxygen consumption per larva per unit time. The oxygen utilization based on unit dry weight, however, appears to be entirely different. Values of the *ltr/ltr* homozygous larvae aged 72 and 96 h. far exceed the other two lethal genotypes as well as the controls. This may possibly be explained by the following facts: Firstly, the "*ltr*" larvae have an enormous accumulation of haemolymph in body which is increasingly noticeable in later stages. The differences between the fresh weights of the "*ltr*" lethals and the controls are much smaller than those between the dry weights of both genotypes. Beginning from 96 h. data of fresh weights of the *ltr/ltr* homozygotes even surpass those of the normals. Therefore, if the body sizes of larvae are taken into account, the "*ltr*" lethals have actually smaller values of oxygen uptake than the controls. Secondly, relatively inactive tissues such as fat body of the *ltr/ltr* lethals are much reduced in comparison with the normals. Their dry weight values will be smaller, and the oxygen rates consequently higher. Thirdly, the puparium formation of these lethal larvae, as referred to above, takes place later than that of the controls. A similar delay of this process has been observed in the "*lgl*" lethals. These individuals, speaking in another way, are physiologically in a younger state as that expected from their apparent age, and their oxygen uptake values, compared with normals, are accordingly higher. The results therefore remind us how physiological features of various lethals may differ from each other.

With regard to respiration during pupal development only data of the "*ltr*" and "*lgl*" lethals are available inasmuch as the "*lme*" larvae never pupate. At all corresponding stages values of oxygen consumption of the controls, i.e. the *ltr/In* heterozygotes, are much higher than those of both lethal genotypes. Even at 40 h., when the rate of oxygen utilization of the controls drops to a minimum, their values, in relation to unit dry weight, still are more than 2 times higher than those of the "*ltr*" and "*lgl*" lethal individuals. Records of these two lethals are similar. During the later part of pupal life the normals begin a steady increase of their oxygen consumption till the emergence of the adult flies, but such a rise never takes place in the two lethals. They keep at this low level for a considerably long period. According to the data of oxygen uptake per pupa per unit time, in all comparable stages, the sequence is as follows: control > partially metamorphosed "*ltr*" > non-metamorphosed "*ltr*" > "*lgl*".

Another point which should be mentioned here is that the "*ltr*" lethal pupae, as a result of haemolymph accumulation, have exceedingly large body sizes. Their records of fresh weights are nearly 10 times higher than those of dry weights (Fig. 9). This is however not the case in the "*lgl*" pseudo-pupae though the difference between both fresh and dry weights of these lethals was also found to be somewhat higher than that of the controls.

The immediate cause which leads to the lowering of oxygen consumption of these lethal genotypes is not clear. There are however several suggestive facts which may furnish us useful knowledge for the interpretation of this phenomenon. (1) The work of WOLSKY (1938, 1941) showed that there are quantitative changes

in the amount or activity of the oxidizing enzyme system during the pupal development of *Drosophila*. It is possible that the enzyme production system of these mutant stocks is damaged in a certain way, or because of the presence of other inhibitory substances and changes in the reaction medium these enzymes are partially destroyed and unable to fulfill their normal functions. (2) HADORN (1937) demonstrated that the process of puparium formation of the "lgl" lethal larvae could be accelerated by implantation of "ring glands" from normal individuals. His experiment certainly indicates that the function of this gland in these lethals is abnormal and can not meet the requirement of normal development. It has been further shown by PFEIFFER (1945) in the grass-hopper (*Melanoplus differentialis*) and more recently by THOMSON (1949) in the blow-fly (*Calliphora erythrocephala*) that implantation of the ring glands could increase the oxygen consumption of adult flies. The results of all these experiments indicate that the hormone of this gland has a general effect on the metabolism of the animal and may also play an important part in the oxygen consumption of *Drosophila* larvae and pupae, and may be partially, if not solely, responsible for the abnormally low oxygen uptake of these lethal genotypes. This suggests an approach to the problem by implanting normal "ring glands" into the lethal larvae and observing their rates of oxygen consumption both before and after implantation. (3) In his phaenocopy experiment SCHMID (1949) obtained an effect similar to that of the "lme" lethal larvae by starving normal individuals. It is well known that the basal metabolism of an animal is greatly reduced under starvation conditions (STARLING 1945). In this connection the low values of oxygen utilization may be, at least in the case of "lethal meander," simply due to inanition. At the present moment it is impossible to decide which one is the main cause for the decrease of oxygen consumption in these lethals. The situation is likely to be different in different lethal genotypes.

The results of the present study have revealed some more concrete points which ought to be discussed here.

a) *The duration of life of a lethal genotype.*—In contrast to the ordinary concept of a lethal genotype the present experiment shows conclusively that the lethal factor does not always bring to an end the life of the affected individual. For the homozygous pupae of "lethal translucida" I believe that they never die of the direct lethal effect, since a limited oxygen consumption was observed in individuals as old as 140 h. The idea that these observed data are not due to experimental error but really represent the metabolic state of the pupae concerned can be further verified by the following facts: (1) though values of oxygen consumption of these aged individuals are rather low, they are fairly constant at every observed stage; (2) control experiments showed that pupae killed at a temperature of 65° C. consumed no oxygen within the observed period; (3) at 40 h. the rates of oxygen consumption have already dropped to a minimum, but a limited differentiation of tissues, such as the coloration of eyes and the darkening of bristles on head, thorax and the extremities, may still be going on. It is characteristic that their rates of oxygen uptake are reduced to such a low limit and they remain alive for such a long period. At the present moment we do not know whether this phenomenon of low oxygen consumption is the cause or the result of their abnormal development. On the contrary, for "lethal meander," most of

the larvae definitely died on the seventh day as their values of oxygen consumption approached nearly zero at this time. Concerning "*lethal giant larvae*" the situation is somewhat intermediate between these two extremes, i.e. during the progress of *pseudo-pupal* life some of the individuals died at early stages while others were able to survive for much longer periods.

b) *The rate of oxygen consumption and the morphological differentiation.*—The present experiment shows clearly that there is a close relationship between the morphological differentiation and the metabolic activity of the organism concerned. A higher metabolic rate corresponds to a better development. This point is readily seen from comparing the data of oxygen consumption between the partially metamorphosed and the non-metamorphosed homozygous pupae of "*lethal translucida*"; the values being always higher in the former than in the latter throughout their pupal life. BOELL and POULSON (1939) have also observed that there was a close agreement between development and respiration from their study of genetically deficient eggs of *Drosophila melanogaster*. In this connection the recent work of AGRELL (1949) seems to be quite interesting. He described that in blow-fly (*Calliphora erythrocephala*) the activity of the hydrogen-activating enzyme system during metamorphosis was largely limited to the thorax (in contrast to the abdomen), and closely related to the differentiation of imaginal muscles in this particular region. According to his report, the rise of respiratory metabolism during the later half of the pupal development coincided with the increase of dehydrogenase activity in thorax. As described previously the so called partially metamorphosed lethal *ltr/ltr* homozygotes can undergo a fairly complete metamorphosis in head and thorax. However this process is strictly limited to these two regions, while the abdomen usually remains in the early pupal state. The cause of such a regional metamorphosis also may be possibly due to differences of enzyme concentration in various parts of the pupal body. If this is really the case, then the observed data of oxygen consumption of these lethal pupae represent actually changes of thorax respiration during the metamorphic period.

c) *The problem of chronological and physiological ages.*—For performing experiments on *Drosophila* investigators usually employ the so called absolute age, i.e. the age determined from oviposition, as a basis for comparative studies. Regarding lethal mutants the present experiment shows that there are certain advantages in using the physiological age. For instance in "*lethal translucida*" the *ltr/ltr* lethal larvae aged 96 h. have lower dry weight values and relatively high rates of oxygen consumption when compared to control larvae of the same age. In these lethals there is a general retardation of growth and a delay of puparium formation for at least one whole day (HADORN 1948). The experimental data of the present study show that within the succeeding 24 h. their values of both fresh and dry weights increase further, and the rates of oxygen uptake with respect to unit body weight fall off continuously. At 120 h. their values of both dry weight and oxygen consumption are comparable to those of the fully developed controls and puparium formation follows. Therefore, for such particular cases, it is obvious that emphasis should be laid on the actual developmental state rather than on the apparent age of the experimental materials.

d) *The rate of oxygen consumption and the body size.*—The problem of expressing the rates of oxygen consumption in unit weight and in unit body surface has been

recently discussed by ELLENBY (1945). Concluding from his measurements of the prepupal surface area of *Drosophila melanogaster* he insisted that values based on unit body surface were more accurate than those based on unit weight. In the present experiment no attempt has been made to estimate the surface area of different lethals; all rate data are expressed in terms of oxygen consumption both per individual and per unit dry weight. There are several reasons which led us to believe that the problem of surface area does not play a deciding role in the present investigation. Firstly, differences between the values of oxygen uptake of the controls and the various lethals are very conspicuous at all observed stages. For slight differences of oxygen utilization between stocks like the wild type and the mutant *vestigial* or the two sexes within one stock, the variation of surface area may be of more importance. Secondly, in "*ltr*" and "*lgl*" lethals, figures of oxygen consumption per individual per hour are always lower than those in controls of corresponding ages. At later larval and all pupal stages of both genotypes, as seen from their records of fresh weights (Fig. 5 and 9), these individuals have actually much larger body sizes than the controls and their total surface area should be also greater. Therefore values of oxygen consumption, if expressed in terms of unit surface area, would be even still lower in these lethals. Thirdly, for the case of "*lethal meander*", owing to the hindrance of the lethal effect, the larvae never reach the body size of a fully developed normal individual. According to the relation between body weight and body surface, values of surface area per unit weight falls off with increase of size. In other words, smaller individuals have relatively larger body surface with respect to unit body weight. For this reason, for individuals of the same metabolic rates, values of oxygen uptake expressed in unit body weight always turn out to be higher for smaller forms. This is evidently not the case in "*lme*" lethals, for their values of oxygen consumption per unit weight per hour are distinctly lower than the controls. Therefore, in all these lethal genotypes, one of the established facts is that their rates of oxygen consumption, no matter whether expressed in terms of unit weight or surface area, are definitely lower than the normals.

Another point which is especially important for studies dealing with lethal mutants is the relative sizes of different genotypes. As pointed out by previous studies of HADORN (1948), GLOOR (1943) and SCHMID (1949), various internal organs, such as gonads, fat-body, imaginal discs and salivary glands of these lethals are to different extents restricted during the course of development. Considering the part which the different organs take in the respiratory metabolism of the individual as a whole and the size of a particular organ at the time of observation, values of oxygen consumption may differ considerably. It is obviously erroneous to assume that all organs are of equal metabolic activity. In studying these lethal genotypes more attention should be directed to the developmental state of different internal organs rather than the apparent body size.

e) *The rate of oxygen consumption in relation to sex.*—Concerning the metabolic difference between male and female individuals both negative and positive results have been reported. In view of the fact that the females as a rule develop faster and also maintain a heavier body weight than the males, such a difference seems to be very probable. The results of the present study, at least in controls, show that the differences in body weight and oxygen consumption per individual

per hour between both sexes are quite distinct at later developmental stages. As mentioned previously, the females usually surpass the males in both. However, if the data are computed on the basis of oxygen uptake per unit weight per unit time, the males as a rule have higher values than the females until a short time before the emergence of adult flies, for the females usually hatch earlier than the males. The studies of TAYLOR and STEINBACH (1931) on blow-fly, KUCERA (1938) on newly hatched *Drosophila* fly, and EDDY (1945) on *Drosophila* fly after immersion in water, showed that the values were in favour of the females. The significance of such a difference is not altogether clear. According to ELLENBY (1945) this seems to be mainly due to differences in body sizes of both sexes. The problem is however not so simple. The reserve substances (fat body) within the body of both sexes during the pupal development and shortly after hatching might be different. Furthermore the functions of various organs in both sexes during the time at which the observations are undertaken may not be the same. Thus, for instance, the testes of male flies are fully functional right after hatching, but the females do not lay eggs until about two days later. The sexual difference of respiratory metabolism, at least in *Drosophila*, is an established fact, but its real significance, we cannot ascertain at the moment as long as no respiration experiments dealing with special organs or tissues in both sexes are performed.

In the case of lethals the experimental data indicate that this sex dichotomy differs from genotype to genotype. For example in "*lgl*" and "*ltr*" lethals, the situation is more or less similar to the controls. But in "*lethal meander*", the records show definitely no difference between the two sexes. I believe that the determining agency here depends upon the degree of damage caused by the lethal factor and the time at which the lethal effect sets in. The more seriously the individuals are damaged and the earlier the lethal factor comes into effect, the less distinct is the sexual difference.

Summary.

1. A simple micro-respirometer constructed according to the principle of GERARD and HARTLINE (1943) and modified by WANNER (1944) has been applied to the study of the respiratory metabolism of a single *Drosophila* larva and pupa.

2. The rates of oxygen consumption of fully viable heterozygotes *ltr/In(3L)* of the mutant "*lethal translucida*" at various developmental stages have been studied. The results turn out to be essentially the same as those observed by previous investigators for the wild type.

3. Studies of the homozygotes of three lethal genotypes, i.e. "*lethal translucida*" (symbol *ltr*), "*lethal giant larvae*" (symbol *lgl*), and "*lethal meander*" (symbol *lme*), show that in larval development there is a general retardation of growth and a correspondingly lower rate of oxygen consumption. During pupal development the oxygen values of the "*ltr*" and "*lgl*" lethals fall off rapidly soon after puparium formation and remain at low levels for considerably long periods.

4. The lethal factor does not always bring to an end the life of an affected individual as shown by the extremely prolonged pupal life of the "*ltr*" lethals.

5. There is a close agreement between respiration and morphological differentiation. The partially metamorphosed "*ltr*" homozygous pupae can undergo a

more complete metamorphosis and have correspondingly higher values of oxygen consumption than the non-metamorphosed individuals.

6. Differences in the rates of oxygen consumption between males and females of the *ltr/In(3L)* controls at both larval and pupal stages have been observed. This is apparently not the case in lethal genotypes. The significance of such a sexual difference and its connection with the lethal effect are discussed.

References.

- AGRELL, I. P. S.: Localisation of some hydrogen-activating enzymes in insects during metamorphosis. *Nature* (Lond.) **164**, 1039 (1949).—BODINE, J. H., and P. R. ORR: Respiratory metabolism. *Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole* **48**, 1 (1925).—BOELL, E. J., and D. F. POULSEN: The respiratory metabolism of normal and genetically deficient eggs of *Drosophila melanogaster*. *Anat. Rec.* **75**, 65 (1939).—BONNIER, G.: Temperature and time of development of the two sexes in *Drosophila*. *J. of exper. Biol.* **4**, 186 (1926).—CLARE, M. R.: A study of oxygen metabolism in *Drosophila melanogaster*. *Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole* **49**, 440 (1925).—CSIK, L.: Sauerstoffverbrauch der *Drosophila*-Puppen von verschiedenen Genotypus. *Arb. ung. biol. Forschgsinst.* **11**, 8 (1939a).—Some data on the effect of the dominant Pale gene in *Drosophila pseudoobscura*. *Arb. ung. biol. Forschgsinst.* **11**, 22 (1939b).—CSIK, L., u. WOLSKY, A.: Untersuchungen über die Wirkung einiger Genmutationen auf den Sauerstoffverbrauch von *Drosophila melanogaster*. *Zbl. Biol.* **59**, 388 (1939).—DAVIS, R. A., and G. FRAENKEL: The oxygen consumption of flies during flight. *J. of exper. Biol.* **17**, 402 (1949).—DOBZHANSKY, T., and D. F. POULSON: Oxygen consumption of *Drosophila* pupae. II. *Drosophila pseudoobscura*. *Z. vergl. Physiol.* **22**, 473 (1935).—EDDY, W. M.: Recovery from immersion in water. An index of metabolism and the condition of the gonads in *Drosophila melanogaster* and *Popillia japonica*. *J. Morph. a. Physiol.* **51**, 435 (1931).—ELLENBY, C.: Relation between body size and metabolism. *Nature* (Lond.) **140**, 853 (1937).—Metabolic rate of early vestigial and wild-type prepupae of *Drosophila melanogaster* in relation to genotype, sex, and size. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **108**, 525 (1938).—Oxygen consumption of Prepupae of *Drosophila melanogaster* Meigen, in relation to the surface area of the puparium. *J. of exper. Biol.* **21**, 39 (1945).—A micro-respirometer for single prepupae of *Drosophila melanogaster* Meigen. *J. of exper. Biol.* **22**, 85 (1946).—FRAENKEL, G., and G. V. B. HERFORD: The respiration of insects through the skin. *J. of exper. Biol.* **15**, 266 (1938).—GERARD, R. W., and H. K. HARTLINE: Respiration due to natural nerve impulses.—A method for measuring respiration. *J. cellul. a. comp. Physiol.* **4**, 141 (1934).—GLOOR, H.: Entwicklungsphysiologische Untersuchung an den Gonaden einer Letalrasse (*lgl*) von *Drosophila melanogaster*. *Rev. suisse de Zool.* **50**, 339 (1943).—Zur Entwicklungsphysiologie und Genetik des Letalfaktors *erc* bei *Drosophila melanogaster*. *Arch. Klaus-Stiftg* **20**, 209 (1945).—Biochemische Untersuchungen am Letalfaktor „*letal translucida*“ (*ltr*) von *Drosophila melanogaster*. *Rev. suisse de Zool.* **56**, 281 (1949).—GOWEN, J. W.: Metabolism as related to chromosome structure and the duration of life. *J. gen. Physiol.* **14**, 463 (1931).—HADORN, E.: An accelerating effect of normal "ring glands" on puparium-formation in lethal larvae of *Drosophila melanogaster*. *Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A.* **23**, 478 (1937).—Prädetermination des Letalitätsgrades einer *Drosophila*-Rasse durch den mütterlichen Genotypus. *Rev. suisse de Zool.* **47**, 167 (1940).—Gene action in growth and differentiation of lethal mutants of *Drosophila*. *Symposia Soc. exper. Biol.* **2**, 177 (1948).—Zur Entwicklungsphysiologie der Mutante „*letal translucida*“ (*ltr*) von *Drosophila melanogaster*. *Rev. suisse de Zool.* **56**, 271 (1949).—HADORN, E., et H. GLOOR: Die Auswirkung eines Letalfaktors (*lgl*) bei *Drosophila melanogaster* auf Wachstum und Differenzierung der Gonaden. *Rev. suisse de Zool.* **49**, 228 (1942).—*Cryptocephal*, ein spät wirkender Letalfaktor bei *Drosophila melanogaster*. *Rev. suisse de Zool.* **50**, 256 (1943).—HADORN, E., and H. RIS: Zur Entwicklungsphysiologie einer Letalmutante von *Drosophila melanogaster*. *Proc. 7. internat. genet. Congr. Edinburgh 1939*.—HADORN, E., and W. SCHMID: *Drosophila* Information Service **21**, 68 (1947).—INELDER, E.: Atmungsintensität von *Drosophila melanogaster* während der Embryonal- und Larvenentwicklung. Unpublished.—KALMUS, H.: Die Entwicklungsdauer von *Drosophila*-Puppen bei verschiedener Sauerstofftension. *Z. vergl. Physiol.*

24, 409 (1937).—KERRIS, J.: The growth of the gonads in the embryo of *Drosophila*. Genetics 16, 212 (1931).—KUCERA, W. G.: Oxygen consumption in the male and female fly, *Drosophila melanogaster*. Physiologic. Zool. 7, 449 (1934).—LINDER, A.: Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. Basel 1945.—MATHER, K.: Statistical Analysis in Biology. London 1946.—NEEDHAM, D. M.: The chemical changes during the metamorphosis of insects. Biol. Rev. 4, 305 (1929).—NEEDHAM, J.: Biochemistry and Morphogenesis. London 1942.—NORTHROP, J. H.: Carbon dioxide production and the duration of life of *Drosophila* culture. J. gen. Physiol. 9, 319 (1926).—ORR, P. R.: A critical thermal increment for oxygen consumption of an insect, *Drosophila melanogaster*. J. gen. Physiol. 7, 731 (1925).—Physiological studies on respiratory metabolism. Physiol. Zool. 10, 235 (1937).—PFEIFFER, J. W.: Effect of the *corpora allata* on the metabolism of adult female grasshoppers. J. of exper. Zool. 99, 183 (1945).—POULSON, D. F.: Oxygen consumption of *Drosophila* pupae. I. *Drosophila melanogaster*. Z. vergl. Physiol. 22, 466 (1935).—ROSIN, S.: Lokalisation des Faktors „*letal-translucida*“ (*ltr*) von *Drosophila melanogaster*. Rev. suisse de Zool. 56, 338 (1949).—RUDKIN, G. T.: The gas exchange of *Drosophila* larvae. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. 25, 594 (1939).—SCHARRE, B., and E. HADORN: The structure of the ring-gland (*corpus allatum*) in normal and lethal larvae of *Drosophila melanogaster*. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. 24, 236 (1938).—SCHMID, W.: Analyse der letalen Wirkung des Faktors *lme* (*Letal-meander*) von *Drosophila melanogaster*. Z. Vererbungslehre 83, 220 (1949).—SCHWEITZER, M. D.: The aerobic respiration of single *Drosophila* pupae. Genetics 22, 207 (1937).—STARLING, E. H.: Principles of Human Physiology. London 1945.—TAYLOR, T. R., and H. B. STEINBACH: Respiratory metabolism during pupal development of the bee-moth. Physiologic. Zool. 4, 604 (1931).—THOMSON, E.: Influence of the *corpus allatum* on the oxygen consumption of adult *Calliphora erythrocephala* Meig. J. of exper. Biol. 26, 137 (1949).—WANNER, H.: The zonal graduation of respiration intensity in the root. Ark. Bot. (schwed.) 31, 1 (1944).—WIGGLESWORTH, V. B.: Insect Physiology. London 1934.—The Principles of Insect Physiology. London 1947.—WOLSKY, A.: The effect of carbon monoxide on the oxygen consumption of *Drosophila melanogaster* pupae. J. of exper. Biol. 15, 225 (1938).—Quantitative changes in the substrate-dehydrogenase system of *Drosophila* pupae during metamorphosis. Science (Lancaster, Pa.) 94, 48 (1941).

PEI SHEN CHEN, Institute of Zoology and Comparative Anatomy,
University of Zürich.

DE LATTIN, GUSTAF, Über die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts einiger Oniscoideen (Crust., Isop.). I. Mitteilung. Untersuchungen über die geschlechtsbeeinflussende Wirkung von Farbfaktoren bei Porcellio und Tracheoniscus. Mit 9 Textabbildungen	1
CHEN, PEI SHEN, A comparative study of the oxygen consumption in the three lethal mutants „ltr“, „lgl“, and „lme“ of <i>Drosophila melanogaster</i> . With 9 Figures . . .	38

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Warenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Aufnahmebedingungen.

Der Inhalt der Arbeit soll dem Gebiet der allgemeinen oder speziellen Genetik, der Cyto-genetik, der Grenzfragen der Entwicklungsphysiologie und Genetik, der biophysikalischen Grundlagen der Genetik oder der experimentellen Evolutionsforschung angehören. Arbeiten aus den angewandten Gebieten der Tier- und Pflanzenzüchtung oder der Humangenetik werden nur aufgenommen, wenn die Ergebnisse auch für die Grundlagenforschung wichtig sind.

Die eingereichten Manuskripte müssen völlig druckfertig sein. Der Verlag übernimmt **Korrekturkosten** nur bis zur Höhe von 10% der Satzkosten. Die Manuskripte sind so kurz und übersichtlich wie möglich zu fassen. Außer der deutschen Sprache kann auch eine der anderen drei Kongreßsprachen verwendet werden.

Die für Petitsatz vorgesehenen Manuskriptteile sind am Rande mit einem senkrechten Strich und Hinzufügung des Buchstabens p zu kennzeichnen.

Autoren-namen sind im Manuskript mit großen Buchstaben zu schreiben oder doppelt zu unterstreichen.

Lateinische Tier- und Pflanzennamen, Gensymbole und mathematische Formeln sollen *kursiv* gedruckt werden und sind im Manuskript gewellt zu unterstreichen, ebenso weitere Hervorhebungen im laufenden Text. Gesperrter Druck wird nicht ausgeführt.

Literaturhinweise sind im Text durch den Namen des Autors mit der Jahreszahl der Veröffentlichung, z. B. SAX 1947, anzuführen; am Schluß der Arbeit ist ein nach Autorennamen alphabetisch geordnetes Literaturverzeichnis zu geben, welches Titel der Arbeit, Titel der Zeitschrift, Bandzahl, Seitenzahl und Jahreszahl enthält; z. B.: SAX, K.: Temperature effects on X-ray induced chromosome aberrations. Genetics 32, 75 (1947).

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, zu bevorzugen sind durch Strichätzung reproduzierbare Figuren. Diagramme sind als Bleistiftzeichnungen einzureichen. Abbildungsbeschriftungen sind ebenfalls nur mit Bleistift anzugeben. Die Abbildungen sind getrennt vom Text auf besonderem Bogen einzureichen. Die Abbildungsunterschriften gehören dagegen zum Text und sind dem Manuskript beizugeben.

Fortschritte der Botanik

Begründet von **F. v. Wettstein**

Unter Zusammenarbeit mit mehreren Fachgenossen

herausgegeben von

Professor Dr. **Ernst Gäumann**
Zürich

Professor Dr. **Otto Renner**
München

Zwölfter Band

Bericht über die Jahre 1942—1948

Mit 64 Abbildungen. IV, 447 Seiten. 1949. DM 49.60

Inhaltsverzeichnis:

A. Morphologie

1. Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zelle. Von Professor Dr. Lothar Geitler, Wien.
2. Morphologie einschließlich Anatomie. Von Professor Dr. Wilhelm Troll, Mainz, und Professor Dr. Hans Weber, Mainz. (Mit 19 Abbildungen.)
3. Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung. Von Professor Dr. Otto Jaag, Zürich. (Mit 6 Abbildungen.)
4. Sublichtmikroskopische Morphologie. Von Professor Dr. A. Frey-Wyssling, Zürich.

B. Systemlehre und Pflanzengeographie

5. Systematik.*) Von Professor Dr. Johannes Mattfeld, Berlin-Dahlem.
6. Paläobotanik.*) Von Professor Dr. Max Hirmer, München.
7. Systematische und genetische Pflanzengeographie. Von Professor Dr. Franz Firbas, Göttingen.
8. Ökologische Pflanzengeographie. Von Professor Dr. Heinrich Walter, Stuttgart-Hohenheim. (Mit 2 Abbildungen.)
9. Ökologie.*) Von Professor Dr. Theodor Schmucker, Göttingen.

C. Physiologie des Stoffwechsels

10. Physikalisch-chemische Grundlagen der biologischen Vorgänge. Von Professor Dr. Erwin Bünning, Tübingen. (Mit 7 Abbildungen.)
11. Zellphysiologie und Protoplasmatik.*) Von Professor Dr. Siegfried Strügger, Münster i. W.
12. Wasserumsatz und Stoffbewegungen. Von Professor Dr. Bruno Huber, München. (Mit 6 Abbildungen.)
13. Mineralstoffwechsel. Von Professor Dr. Hans Burström, Lund (Schweden).
14. Stoffwechsel organischer Verbindungen I. (Photosynthese). Von Professor Dr. André Pirson, Marburg a. d. Lahn.
15. Stoffwechsel organischer Verbindung II. Von Professor Dr. Karl Paech, Tübingen.

D. Physiologie der Organbildung

16. Vererbung.*) Von Professor Dr. Hans Marquardt, Freiburg i. Br.
17. Zytogenetik.*) Von Professor Dr. Josef Straub, Köln-Riehl.
18. Wachstum und Bewegung. Von Professor Dr. Hermann v. Guttenberg, Rostock.
19. Entwicklungsphysiologie. Von Dr. Anton Lang, Montreal (Kanada). (Mit 24 Abbildungen.)
20. Viren.*) Von Professor Dr. Georg Melchers, Tübingen.

Sachverzeichnis.

*) Der Betrag folgt im Band XIII.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegen 2 Prospekte des Springer-Verlages, Berlin · Göttingen · Heidelberg, bei.